12 月 December
2020，63(12)：1546－1568
昆 虫 学 报
ACTA ENTOMOLOGICA SINICA
http：//www. insect. org. cn
doi：10. 16380/j. kcxb. 2020. 12. 013

蛾类性信息素受体研究进展

曹 松，刘 杨*，王桂荣*

（中国农业科学院植物保护研究所，植物病虫害生物学国家重点实验室，北京 100193）

摘要：蛾类昆虫的性信息素受体(pheromone receptor，PR)是雄蛾识别雌蛾性腺挥发的性信息素组分的核心元件，它决定了雄蛾识别性信息素的嗅觉受体神经元(olfactory receptor neuron，ORN)的选择性和特异性。从烟芽夜蛾 *Heliothis virescens* 中鉴定了第一个蛾类的 PR 基因以来，随着高通量测序技术的发展，结合同源比对分析，已有超过 60 种蛾类的 PR 基因得到了鉴定。与普通气味受体(odorant receptor，OR)基因不同，蛾类 PR 基因在进化上比较保守，在系统发育树中聚集在同一分支，形成了所谓的传统的 PR 亚家族。表达谱和原位杂交分析表明 PR 基因主要在雄蛾触角中特异或偏好表达，在测定过的蛾类中 PR 主要限定在雄蛾触角长毛形感器中表达。近年来，通过体外表达、转基因果蝇 *Drosophila* 及其他方法已经对其中 30 余种蛾类的 PR 基因进行了功能研究。随着越来越多蛾类的 PR 基因得到鉴定和功能得到研究，研究人员发现了蛾类昆虫中位于传统 PR 分支以外的 PR 分支，这些 PR 同样能识别蛾类的性信息素成分，使我们对不同蛾类 PR 的进化关系及其与物种分化的关系有了新的认识。本文综述了蛾类 PR 的研究新进展，主要从 PR 的鉴定、表达模式、功能研究以及进化等方面进行总结和探讨，并提出如下研究重要方向展望：(1)鉴定更多非 I 型性信息素蛾类的 PR 及其功能，增加对 PR 基因进化的认识；(2)增加对特殊 PR 的功能解析，拓宽对 PR 功能的认识；(3)更多关注蛾类新 PR 分支的 PR 基因，特别是未鉴定到传统 PR 分支 PR 的蛾类；(4)对 PR 与其他嗅觉相关蛋白，特别是 PR 与 PBP 和 SNMP1 的互作关系进行研究，加强对 PR 作用机制的理解；(5)解析 PR 和 Orco 形成复合体的结构，理解 PR 结构和功能的关系，以及 PR 功能分化和物种进化的关系；(6)通过已鉴定的 PR 设计更加高效的蛾类害虫绿色防控措施。

关键词：蛾类；嗅觉；性信息素受体；表达模式；功能分析；进化

中图分类号：Q966　　**文献标识码**：A　　**文章编号**：0454-6296(2020)12-1546-23

Research progress of pheromone receptors in moths

CAO Song, LIU Yang*, WANG Gui-Rong*(State Key Laboratory for Biology of Plant Disease and Insect Pests, Institute of Plant Protection, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100193, China)

Abstract: As a vital element in male moth for reception of sex pheromone components emitted by the sex gland of the conspecific female moth, pheromone receptor (PR) determines the selectivity and specificity of male odorant receptor neuron (ORN) sensing sex pheromones. Since the first PR gene in moths was identified from *Heliothis virescens*, PR genes have been identified in more than 60 moth species with the development of high-throughput sequencing techniques combined with sequence homology analysis. Subsequent studies proved that unlike ordinary odorant receptor (OR) genes, PR genes in moths are relatively conserved in evolution, and they cluster into a unique group in the phylogenetic tree, forming the so-called traditional PR subfamily. The expression profile and *in situ* hybridization results demonstrate that PR genes are mainly specifically or biased expressed in male antennae, and in the studied moth

基金项目：国家自然科学基金项目(31725023，31861133019)

作者简介：曹松，男，1990 年 8 月生，河南信阳人，博士研究生，研究方向为农业昆虫与害虫防治，E-mail：csong_onnz@163.com

* 通讯作者 Corresponding authors，E-mail：yangliu@ippcaas.cn；wangguirong@caas.cn

收稿日期 Received：2020-05-27；接受日期 Accepted：2020-07-13

species, PRs are restrictedly expressed in the long sensilla trichodea of male antennae. In recent years, the PRs of 30 moth species have been functionally characterized by using *in vitro* expression system, transgenic *Drosophila* and other methods. As an increasing number of PRs in moths have been identified and functionally studied, researchers found other PR clades separated with the traditional PR clade in moths, which also function to recognize moth pheromone components, giving us a new understanding of the evolutionary relationships of PRs in moths and the relationship between PR evolution and species differentiation. In this article, we reviewed the new research advances of PRs in moths from aspects including PR identification, expression patterns, functional characterization and evolution, and proposed the following important directions for further research: (1) Identifying and deorphanizing more PR genes in moths that do not use type I pheromone, to promote the understanding of the evolution of PR genes; (2) Characterizing the function of special PRs, to broaden our knowledge of the function of PRs; (3) Paying more attention to PRs in the new PR clades, especially for moth species whose PR genes belonging to the traditional PR clade have not been identified; (4) Studying the interactions between PR and other olfactory-related proteins, especially PBPs and SNMP1, to further understand how PR works; (5) Illuminating the structure of PR and Orco complex, to reveal the relationship between PR structure and function, and the relationship between the differentiation of PR function and the evolution of moth species; (6) Designing efficient and environmentally friendly measures to control moth pests based on the identified PRs.

Key words: Moths; olfaction; pheromone receptor; expression pattern; functional characterization; evolution

雄蛾通过识别同种雌蛾释放的特异的性信息素来寻找合适的配偶,并完成后代繁衍。蛾类的性信息素一般是由雌蛾(仅少数雄蛾)特定的腺体合成并释放到体外的一类挥发性的化合物,常为不同比例的多种化合物构成的混合物(Byer, 2006),这类混合物能引起同种雄蛾特定的行为或生理反应(Karlson and Butenandt, 1959; Karlson and Lüscher, 1959; Roelofs and Cardé, 1977),同时对种间生殖隔离的形成具有重要作用(Groot *et al*., 2006; Ming *et al*., 2007; Baker, 2008; Smadja and Butlin, 2009)。1959 年,科学家从家蚕 *Bombyx mori* 中鉴定了蛾类的第一种性信息素成分——蚕蛾醇(Butenandt *et al*., 1959)。在过去60 年中,超过1 600 种蛾类的性信息素成分得到鉴定(Groot *et al*., 2016)。根据化学结构,蛾类的性信息素可分为4 种类型: Ⅰ, Ⅱ, Ⅲ及0 型。Ⅰ型性信息素通常是由10 ~18 个碳原子构成的包含0 ~3 个不饱和双键的酯类、醇类或醛类化合物(Millar, 2000; Ando *et al*., 2004; Föstedt *et al*., 2016),如家蚕的性信息素成分蚕蛾醇 *E*10, *Z*12-16: OH(Butenandt *et al*., 1959)。这类化合物约占蛾类性信息素的75%。典型的Ⅱ类性信息素是由17 ~25 个碳原子构成的长链不饱和碳氢化合物或环氧衍生物,常包含1 ~3 个不饱和双键和0 ~2 个环氧基(Millar, 2000; Ando *et al*., 2004; Grant *et al*., 2012; Föstedt *et al*., 2016),如冬尺蠖蛾 *Operophtera brumata* 的性信息素成分1, 3*Z*, 6*Z*, 9*Z*-19: Hy(Roelofs *et al*., 1982)。Ⅱ类性信息素约占蛾类性信息素的15%。Ⅲ类性信息素的结构与Ⅰ和Ⅱ类性信息素不同,典型的Ⅲ类性信息素通常包含1 或2 个甲基侧链分支,并且甲基支链被奇数个碳原子隔开(Föstedt *et al*., 2016),如舞毒蛾 *Lymantria dispar* 的性信息素成分(7*R*, 8*S*)-7,8 环氧-2-甲基十八烷(Bierl *et al*., 1970)。0 型性信息素主要是一类由7 ~9 个碳原子构成的短链醇类或酮类化合物,这类化合物结构比较简单,更类似于植物挥发物(Föstedt *et al*., 2016),例如高山毛顶蛾 *Eriocrania semipurpurella* 的性信息素成分(*S*, *Z*)-6-nonen-2-ol(Kozlov *et al*., 1996)。目前这类化合物仅在鳞翅目古老的单孔亚目(Monotrysia)及毛翅目(Trichoptera)中有报道,因此也常被看作是蛾类性信息素的起源。

雄蛾主要通过触角上灵敏的嗅觉系统来识别性信息素(Vogt and Riddiford, 1981)。昆虫触角上分布着不同类型的嗅觉感器,通常情况下,每根感器下包含1 ~4 个不等数量的嗅觉受体神经元(olfactory receptor neuron, ORN),性信息素受体(pheromone

receptor, PR)表达在毛形感器内 ORN 的树突膜上。蛾类性信息素识别是一个复杂的过程,需要多种蛋白和神经元细胞参与。首先,性信息素分子通过毛形感器表面的孔洞进入感器内部,脂溶性的性信息素分子被性信息素结合蛋白(pheromone binding protein, PBP)捕获结合,并运输至 PR,PR 被激活后打开离子通道,将化学信号转化为电信号,电信号被 OSN 的轴突传递到触角叶内的嗅小球,信号在触角叶中完成加工,而后被投射神经元(projection neuron, PN)传递到更高级的脑中枢。信号经过高级脑中枢的整合、处理,指导雄蛾对性信息素做出电生理或行为反应。在外周嗅觉分子水平上,除了 PR (Sakurai *et al.*, 2015; Chang *et al.*, 2017)和 PBP (Große-Wilde *et al.*, 2006; Allen and Wanner, 2011; Zhu G *et al.*, 2016)以外,感受神经元膜蛋白(sensory neuron membrane protein, SNMP)(Pregitzer *et al.*, 2014; Blankenburg *et al.*, 2019)和性信息素降解酶(pheromone-degrading enzyme, PDE)(Rybczynski *et al.*, 1989; Ishida and Leal, 2005; Durand *et al.*, 2011; Choo *et al.*, 2013)等多种蛋白也参与了蛾类性信息素的识别过程。另外,有研究发现果蝇 *Drosophila* 的离子型受体(ionotropic receptor, IR)也参与了性信息素的识别过程(Koh *et al.*, 2014; He *et al.*, 2019),但是蛾类 IR 是否直接参与性信息素的识别还未见报道。

尽管多种嗅觉相关蛋白参与了蛾类性信息素的识别过程,但是 PR 作为与性信息素直接结合并产生信号转导的蛋白,决定了 ORN 对配体的选择性和特异性。本文综述蛾类 PR 的鉴定、结构特征、表达模式、功能研究以及进化等方面的研究进展,以期为蛾类 PR 的功能和进化研究提供参考,同时为开发蛾类害虫基于性信息素受体的绿色防控措施提供理论依据。

1 蛾类昆虫性信息素受体的鉴定及结构特征

1991 年,科学家从脊椎动物褐家鼠 *Ratfm norvegicus* 的嗅觉上皮细胞中发现第一个气味受体(odorant receptor, OR)基因(Buck and Axel, 1991),它属于 G 蛋白偶联受体(G protein-coupled receptor, GPCR)超家族成员。1999 年,通过全基因组测序的方法,研究人员在果蝇中首次鉴定到昆虫的 OR 基因(Clyne *et al.*, 1999; Gao and Chess, 1999; Vosshall *et al.*, 1999),为昆虫 OR 的鉴定和研究提供了理论基础。昆虫的 OR 一般由 350 ~ 450 个氨基酸编码,是一类七次跨膜蛋白(seven-transmembrane domain protein),但它并不属于 GPCR 家族成员,因为它们具有与 GPCR 相反的拓扑结构,昆虫 OR 的 N 端在胞内而 C 端在胞外(Benton *et al.*, 2006; Lundin *et al.*, 2007)。此外,昆虫特异的 OR 需要和一个种间高度保守且广泛表达的气味受体共受体(odorant receptor coreceptor, Orco)(Larsson *et al.*, 2004; Jones *et al.*, 2005; Neuhaus *et al.*, 2005)形成异源 OR-Orco 多聚复合体来行使功能(Neuhaus *et al.*, 2005; Sato *et al.*, 2008; Wicher *et al.*, 2008),特异的 OR 决定复合体的功能。蛾类 PR 属于昆虫 OR 基因家族,与昆虫其他 OR 具有相同的结构特征。

蛾类的 PR 基因最先在烟芽夜蛾 *Heliothis virescens* (Krieger *et al.*, 2002, 2004)和家蚕(Sakurai *et al.*, 2004; Krieger *et al.*, 2005)中通过触角 cDNA 文库分析和基因组分析的方法被鉴定。在随后几年内,研究人员通过同源克隆的方法成功地在多种蛾类,包括粘虫 *Mythimna separata*、小菜蛾 *Plutella xylostella* 和瓜绢螟 *Diaphania indica* (Mitsuno *et al.*, 2008)、多音天蚕 *Antheraea polyphemus* 和柞蚕 *A. pernyi* (Forstner *et al.*, 2009)以及苹淡褐卷蛾 *Epiphyas postvittana* (Jordan *et al.*, 2009)、秆野螟属 *Ostrinia* 几种蛾类(Miura *et al.*, 2009, 2010; Wanner *et al.*, 2010)、棉铃虫 *Helicoverpa armigera*、烟青虫 *H. assulta* (Zhang *et al.*, 2010)和脐橙螟 *Amyelois transitella* (Xu *et al.*, 2012)等蛾类中鉴定到 PR 基因,这表明蛾类 PR 基因具有序列高度保守性。此外,系统发育分析结果表明这些典型的 PR 基因都聚集在进化树的同一分支,形成了蛾类 PR 的特定分支。这也是鉴定蛾类 PR 基因的一个重要依据。

近年来,随着测序技术和生物信息工具的发展和应用,目前已有 65 种蛾类昆虫的 PR 基因得到了鉴定(表 1)。

2 蛾类昆虫性信息素受体基因的表达模式

通过研究 PR 基因的表达模式,如表达时间、表达位置,在感器中的定位等信息,我们可以推测 PR 的功能,为该受体的功能研究提供理论基础。研究人员一般通过 RT-PCR 或 qRT-PCR 对目标 PR 基因

进行表达模式研究。由于性信息素是主要由雌蛾释放用于吸引同种雄蛾的化合物，而雄蛾依靠其触角上的嗅觉系统来识别性信息素，因此在大多数情况下，PR 基因在雄蛾触角中特异或偏好表达(Sakurai *et al*., 2004; Krieger *et al*., 2005; Nakagawa *et al*., 2005; Wanner *et al*., 2007)。但是，也存在一些特殊情况。例如，烟芽夜蛾的 *HvirOR*6 和家蚕的 *BmorOR*9 等在雌雄成虫触角中的表达量无明显差异(Krieger *et al*., 2004; Wanner *et al*., 2007)，而且烟芽夜蛾雌蛾触角对 HvirOR6 的配体 *Z*9-14: Ald 有电生理反应(Zielonka *et al*., 2018)。还有些 PR 基因在雌成虫触角中的表达量更高，例如红醋栗穿孔蛾 *Lampronia capitella* 的 *LcapOR*3(Yuvaraj *et al*., 2018b)、烟草天蛾 *Manduca sexta* 的 *MsexOR*15(Koenig *et al*., 2015)、苹果蠹蛾 *Cydia pomonella* 的 *CpomOR*21 和 *CpomOR*22(Walker *et al*., 2016)、小菜蛾 *PxylOR*8(Liu Y *et al*., 2018)等。这些在雌成虫触角中高表达的 PR 基因可能参与了雌成虫间的种内识别、种内竞争等特殊行为，避免处于高交配竞争或产卵不适宜的环境，通过减少生态资源竞争来提高自身交配率及后代的生存率(Holdcraft *et al*., 2016)。此外，PR 基因也在成虫非触角组织中表达，这种特殊的表达模式暗示 PR 基因可能具有其他功能。例如，在烟芽夜蛾中识别主要性信息素成分的 HvirOR13 和识别次要性信息素成分的 HvirOR6 在成虫腹部及雌成虫产卵器中表达(Krieger *et al*., 2004; Widmayer *et al*., 2009; Vogel *et al*., 2010)，表明其可能参与了成虫交配时对性信息素的识别，而雌成虫可能通过识别自身释放的性信息素来反馈调节性信息素的释放量(Widmayer *et al*., 2009)。

除了在成虫组织中表达以外，有研究表明 PR 基因也在幼虫和蛹中表达。例如，家蚕 *BmorOR*1 在雄成虫羽化前 4 d 的蛹期开始表达，随后表达量逐渐增加(Sakurai *et al*., 2004)，烟芽夜蛾所有 PR 基因在雄成虫羽化前 1 d 均有表达，部分基因在羽化前 5 d 就开始表达(Krieger *et al*., 2009)。烟芽夜蛾 *HvirOR*6 和 *HvirOR*13 在 1 龄幼虫的头部及 5 龄幼虫头部和触角中均有表达，而且幼虫触角感器对性信息素成分有电生理反应(Zielonka *et al*., 2016)。在之前的报道中，研究人员就发现海灰翅夜蛾 *Spodoptera littoralis*、甜菜夜蛾 *S. exigua* 以及小菜蛾幼虫均能识别雌蛾释放的性信息素而且性信息素还能增加幼虫对食物的趋性行为(Poivet *et al*., 2012; Jin *et al*., 2015; Zhu J *et al*., 2016)，这表明性信息素可以作为幼虫寻找食物资源的一个重要化学线索。但是，研究人员并未在海灰翅夜蛾幼虫触角中发现 PR 基因的表达(Poivet *et al*., 2012, 2013)，而甜菜夜蛾和小菜蛾幼虫的触角中是否表达 PR 基因目前还未见报道。

PR 基因表达在触角长毛形感器内的 ORN 中，在通常情况下每根感器下包含 2 个不同的 ORNs。通过原位杂交技术，研究人员可以确定表达在同一根长毛形感器中的 PR 基因。例如，研究发现家蚕 *BmorOR*1 和 *BmorOR*3 在邻近的 ORNs 中表达(Krieger *et al*., 2005)，烟芽夜蛾 *HvirOR*11 和 *HvirOR*13 在邻近的 ORNs 中表达(Krieger *et al*., 2009)。

3 蛾类昆虫性信息素受体的功能研究

3.1 性信息素受体功能的研究方法

2004 年，研究人员借助爪蟾卵母细胞表达系统完成了第一个蛾类 PR 即家蚕 BmorOR1 的功能研究(Sakurai *et al*., 2004)。由于爪蟾卵母细胞具有个体大、周期短、操作简单、结果稳定等优点，使它成为 PR 功能研究最常用的异源表达系统(表 2)。当然，研究人员也通过其他异源表达系统研究蛾类 PR 的功能，主要包括 HEK293(human embryonic kidney 293)细胞系(Yuvaraj *et al*., 2018b)、CHO(Chinese hamster ovary)细胞系(Wicher *et al*., 2017)、果蝇“空神经元”系统(Montagné *et al*., 2012)、转基因家蚕系统(Sakurai *et al*., 2011)、家蚕巨型囊泡(giant vesicles)系统(Hamada *et al*., 2014)和草地贪夜蛾 *S. frugiperda* Sf9 细胞系(Xu *et al*., 2014)等(表 2)。这些异源表达系统都成功地用于蛾类 PR 的功能研究，而且通常情况下，通过不同的表达系统得到的结果是一致的(表 2)，说明了这些异源表达系统用于蛾类 PR 的功能研究是可行的。

然而，在某些情况下，使用不同的表达系统鉴定的 PR 功能存在明显的差异。例如，苹果褐卷蛾 *Epiphyas postvittana* 的 *EposOR*1 属于 PR 分支，当它在 Sf9 细胞系中表达时不能被性信息素成分激活，而对几种植物挥发物有电生理反应(Jordan *et al*., 2009)。当 EposOR1 在 HEK293 细胞系和爪蟾卵母细胞中表达时，却表现出了完全相反的功能，它能被性信息素成分激活但对前面报道的植物挥发物没有反应(Corcoran, 2011)。同样地，苹果蠹蛾的 CpomOR3 在转基因果蝇和 HEK293 细胞中表达时

表 1 已报道的 65 种蛾类的 PR 基因

Table 1 The identified PR genes of 65 moth species

物种 Species	性信息素类型及主要成分 Pheromone type and major components	候选 PR 基因 Candidate PR genes	鉴定方法 Identification methods	参考文献 References
毛顶蛾科 Eriocraniidae				
高山毛顶蛾 *Eriocrania semipurpurella*	0 型 Type 0 (*S*, *Z*)-6-Nonen-2-ol	*EsemOR*1, *EsemOR*3 – 6	触角转录组测序 Antennal transcriptome sequencing	Yuvaraj *et al*., 2017, 2018a
丝兰蛾科 Prodoxidae				
红醋栗穿孔蛾 *Lampronia capitella*	Ⅰ型 Type Ⅰ *Z*9, *Z*11-14: OH	*LcapOR*1, *LcapOR*3 – 8, *LcapOR*15	触角转录组测序 Antennal transcriptome sequencing	Yuvaraj *et al*., 2018a, 2018b
大蚕蛾科 Saturniidae				
多音天蚕 *Antheraea polyphemus*	Ⅰ型 Type Ⅰ *E*6, *Z*11-16: Ac	*ApolOR*1	同源克隆 Homologous cloning	Forstner *et al*., 2009
柞蚕 *Antheraea pernyi*	Ⅰ型 Type Ⅰ *E*6, *Z*11-16: Ald	*AperOR*1	同源克隆 Homologous cloning	Forstner *et al*., 2009
天蛾科 Sphingidae				
烟草天蛾 *Manduca sexta*	Ⅰ型 Type Ⅰ *E*10, *Z*12-16: Ald	*MsexOR*1, *MsexOR*4, *MsexOR*15, *MsexOR*51	触角 cDNA 文库筛选 Antennal cDNA library screening; 触角转录组测序 Antennal transcriptome sequencing	Patch *et al*., 2009; Große-Wilde *et al*., 2010, 2011; Howlett *et al*., 2012; Koenig *et al*., 2015
蚕蛾科 Bombycidae				
家蚕 *Bombyx mori*	Ⅰ型 Type Ⅰ *E*10, *Z*12-16: OH	*BmorOR*1, *BmorOR*3 – 7, *BmorOR*9	基因组测序 Genome sequencing; 触角 cDNA 文库筛选 Antennal cDNA library screening	Sakurai *et al*., 2004; Krieger *et al*., 2005; Nakagawa *et al*., 2005; Wanner *et al*., 2007; The International Silkworm Genome Consortium, 2008; Tanaka *et al*., 2009
夜蛾科 Noctuidae				
烟芽夜蛾 *Heliothis virescens*	Ⅰ型 Type Ⅰ *Z*11-16: Ald	*HvirOR*6, *HvirOR*11, *HvirOR*13 – 16	基因组测序 Genome sequencing; 触角 cDNA 文库筛选 Antennal cDNA library screening	Krieger *et al*., 2002, 2004
Heliothis subflexa	Ⅰ型 Type Ⅰ *Z*11-16: Ald	*HsubOR*6, *HsubOR*11, *HsubOR*13 – 16	同源克隆 Homologous cloning	Vásquez *et al*., 2011
棉铃虫 *Helicoverpa armigera*	Ⅰ型 Type Ⅰ *Z*11-16: Ald	*HarmOR*6, *HarmOR*11, *HarmOR*13 – 14, *HarmOR14b*, *HarmOR*15 – 16	同源克隆 Homologous cloning; 触角转录组测序 Antennal transcriptome sequencing	Zhang *et al*., 2010; Liu Y *et al*., 2012; Jiang *et al*., 2014; Liu NY *et al*., 2014; Zhang *et al*., 2015a
烟青虫 *Helicoverpa assulta*	Ⅰ型 Type Ⅰ *Z*9-16: Ald	*HassOR*6, *HassOR*11, *HassOR*13 – 14, *HassOR14b*, *HassOR*16	同源克隆 Homologous cloning; 触角转录组测序 Antennal transcriptome sequencing	Zhang *et al*., 2010; Jiang *et al*., 2014; Liu *et al*., 2014; Xu *et al*., 2014; Zhang *et al*., 2015a

续表 1 Table 1 continued

物种 Species	性信息素类型及主要成分 Pheromone type and major components	候选 PR 基因 Candidate PR genes	鉴定方法 Identification methods	参考文献 References
海灰翅夜蛾 *Spodoptera littoralis*	Ⅰ型 Type Ⅰ *Z*9, *E*11-14: Ac	*SlitOR*5, *SlitOR*6, *SlitOR*11, *SlitOR*13, *SlitOR*16	触角转录组测序 Antennal transcriptome sequencing	Legeai *et al*., 2011; Jacquin-Joly *et al*., 2012; Poivet *et al*., 2013; Bastin-Héline *et al*., 2019; Walker *et al*., 2019
甜菜夜蛾 *Spodoptera exigua*	Ⅰ型 Type Ⅰ *Z*9, *E*12-14: Ac	*SexiOR*6, *SexiOR*11, *SexiOR*13, *SexiOR*16, *SexiOR*59	同源克隆 Homologous cloning; 触角转录组测序 Antennal transcriptome sequencing	Liu C *et al*., 2013; Du *et al*., 2018a; Zhang *et al*., 2018
斜纹夜蛾 *Spodoptera litura*	Ⅰ型 Type Ⅰ *Z*9, *E*11-14: Ac	*SlituOR*6, *SlituOR*11, *SlituOR*13, *SlituOR*16	同源克隆 Homologous cloning; 触角转录组测序 Antennal transcriptome sequencing	Feng *et al*., 2015; Lin *et al*., 2015; Zhang *et al*., 2015b
草地贪夜蛾 *Spodoptera frugiperda*	Ⅰ型 Type Ⅰ *Z*9-14: Ac	*SfruOR*6, *SfruOR*11, *SfruOR*13, *SfruOR*16, *SfruOR*56, *SfruOR*60	基因组测序 Genome sequencing	Gouin *et al*., 2017
茎螟 *Sesamia nonagrioides*	Ⅰ型 Type Ⅰ *Z*11-16: Ac	*SnonOR*6, *SnonOR*14 – 16	触角转录组测序 Antennal transcriptome sequencing	Glaser *et al*., 2013
大螟 *Sesamia inferens*	Ⅰ型 Type Ⅰ *Z*11-16: Ac	*SinfOR*21, *SinfOR*27, *SinfOR*29	触角转录组测序 Antennal transcriptome sequencing	Zhang *et al*., 2013
黄地老虎 *Agrotis segetum*	Ⅰ型 Type Ⅰ *Z*7-12: Ac	*AsegOR*1, *AsegOR*3 – 10	触角转录组测序 Antennal transcriptome sequencing	Zhang and Löfstedt, 2013
小地老虎 *Agrotis ipsilon*	Ⅰ型 Type Ⅰ *Z*7-12: Ac	*ApisOR*1 – 4, *ApisOR*14	触角转录组测序 Antennal transcriptome sequencing	Gu *et al*., 2014
双委夜蛾 *Athetis dissimilis*	Ⅰ型 Type Ⅰ *Z*9-14: OH	*AdisOR*1, *AdisOR*6, *AdisOR*11, *AdisOR*14	触角转录组测序 Antennal transcriptome sequencing	Dong *et al*., 2016
二点委夜蛾 *Athetis lepigone*	Ⅰ型 Type Ⅰ *Z*9-14: Ac	*AlepOR*3 – 7, *AlepOR*47	触角转录组测序 Antennal transcriptome sequencing	Zhang YN *et al*., 2016
粘虫 *Mythimna separata*	Ⅰ型 Type Ⅰ *Z*11-16: Ac, *Z*11-16: Ald	*MsepPR*1 – 6	同源克隆 Homologous cloning; 触角转录组测序 Antennal transcriptome sequencing	Mitsuno *et al*., 2008; Du *et al*., 2018b
甘蓝夜蛾 *Mamestra brassicae*	Ⅰ型 Type Ⅰ *Z*11-16: Ac	*MbraOR*16	同源克隆 Homologous cloning	Köblös *et al*., 2018
嘴壶夜蛾 *Oraesia emarginata*	Ⅰ型 Type Ⅰ 性信息素成分未确定 Sex pheromone components not determined	*OemaOR*3 – 4, *OemaOR*21, *OemaOR*26, *OemaOR*28 – 30	触角转录组测序 Antennal transcriptome sequencing	Feng *et al*., 2017
粉纹夜蛾 *Trichoplusia ni*	Ⅰ型 Type Ⅰ *Z*7-12: Ac	*TiOR*11 – 12, *TiOR*15, *TiOR*18, *TiOR*37	基因组测序 Genome sequencing	Fu *et al*., 2018
螟蛾科 Pyralidae				

续表 1 Table 1 continued

物种 Species	性信息素类型及主要成分 Pheromone type and major components	候选 PR 基因 Candidate PR genes	鉴定方法 Identification methods	参考文献 References
瓜绢螟 *Diaphania indica*	Ⅰ型 Type Ⅰ *E*11-16: Ald	*DindOR*1, *DindOR*3	同源克隆 Homologous cloning	Mitsuno *et al*., 2008
稻纵卷叶螟 *Cnaphalocrocis medinalis*	Ⅰ型 Type Ⅰ *Z*13-18: Ald, *Z*13-18: Ac	*CmedPR*1 – 4	触角转录组测序 Antennal transcriptome sequencing	Zeng *et al*., 2013
桃蛀螟 *Conogethes punctiferalis*	Ⅰ型 Type Ⅰ *E*10-16: Ald	*CpunOR*1, *CpunOR*3 – 9	触角转录组测序 Antennal transcriptome sequencing	Ge *et al*., 2016
脐橙螟 *Amyelois transitella*	Ⅰ型 Type Ⅰ *Z*11, *Z*13-16: Ald	*AtraOR*1, *AtraOR*3	同源克隆 Homologous cloning	Xu *et al*., 2012
印度谷螟 *Plodia interpunctella*	Ⅰ型 Type Ⅰ *Z*9, *E*12-14: Ac	*PintOR*5, *PintOR*7, *PintOR*22, *PintOR*30	触角转录组测序 Antennal transcriptome sequencing	Jia *et al*., 2018
大蜡螟 *Galleria mellonella*	Ⅰ型 Type Ⅰ 壬醛 Nonanal, 十一醛 Undecanal	*GmelOR*13	触角转录组测序 Antennal transcriptome sequencing	Zhao *et al*., 2019
草地螟 *Loxostege sticticalis*	Ⅰ型 Type Ⅰ *E*11-14: OH	*LstiPR*1 – 5	触角转录组测序 Antennal transcriptome sequencing	Wei *et al*., 2017
草螟科 Crambidae				
二化螟 *Chilo suppressalis*	Ⅰ型 Type Ⅰ *Z*11-16: Ald	*CsupPR*1 – 6	触角转录组测序 Antennal transcriptome sequencing	Cao *et al*., 2014
黄野螟 *Heortia vitessoides*	Ⅰ型 Type Ⅰ *Z*8-12: OH	未鉴定到 PR 基因 No PR gene detected	触角转录组测序 Antennal transcriptome sequencing	Cheng *et al*., 2019
豆秆野螟 *Ostrinia scapulalis*	Ⅰ型 Type Ⅰ *E*11-14: Ac, *Z*11-14: Ac	*OscaOR*1, *OscaOR*3 – 8, *OscaOR7b*	同源克隆 Homologous cloning	Miura *et al*., 2009, 2010; Zars *et al*., 2011
Ostrinia latipennis	Ⅰ型 Type Ⅰ *E*11-14: OH	*OlatOR*1, *OlatOR*3 – 4, *OlatOR5a*, *OlatOR5b*, *OlatOR*6 – 8	同源克隆 Homologous cloning	Miura *et al*., 2009, 2010
欧洲玉米螟 *Ostrinia nubilalis*	Ⅰ型 Type Ⅰ *E*11-14: Ac, *Z*11-14: Ac	*OnubOR*1, *OnubOR*3 – 8, *OnubOR5ag* – *5cg*, *OnubOR7ag*, *OnubOR7bg*, *OnubOR8g*	同源克隆 Homologous cloning; 细菌人工染色体(BAC)文库筛选 Bacterial artificial chromosome (BAC) library screening	Miura *et al*., 2009, 2010; Zars *et al*., 2011
亚洲玉米螟 *Ostrinia furnacalis*	Ⅰ型 Type Ⅰ *E*12-14: Ac, *Z*12-14: Ac	*OfurOR*1, *OfurOR*3 – 4, *OscaOR5a*, *OscaOR5b*, *OscaOR*6 – 8	同源克隆 Homologous cloning; 触角转录组测序 Antennal transcriptome sequencing	Miura *et al*., 2009, 2010; Yang *et al*., 2015; Zhang TT *et al*., 2015
Ostrinia zaguliaevi	Ⅰ型 Type Ⅰ *Z*11-14: Ac	*OzagOR*1, *OzagOR3a*, *OzagOR3b*, *OzagOR*4 – 5, *OzagOR*7 – 8	同源克隆 Homologous cloning	Miura *et al*., 2009, 2010

续表 1 Table 1 continued

物种 Species	性信息素类型及主要成分 Pheromone type and major components	候选 PR 基因 Candidate PR genes	鉴定方法 Identification methods	参考文献 References
Ostrinia zealis	Ⅰ型 Type Ⅰ *Z*9-14: Ac	*OzeaOR*1, *OzeaOR3a*, *OzeaOR3b*, *OzeaOR*4 – 5, *OzeaOR*7 – 8	同源克隆 Homologous cloning	Miura *et al*., 2009, 2010
Ostrinia palustralis	Ⅰ型 Type Ⅰ *E*11-14: Ac	*OpalOR*1, *OpalOR*3 – 4, *OpalOR*7 – 8	同源克隆 Homologous cloning	Miura *et al*., 2009, 2010
Ostrinia ovalipennis	Ⅰ型 Type Ⅰ *E*11-14: Ac	*OovaOR*1, *OovaOR*3 – 5, *OovaOR*7 – 8	同源克隆 Homologous cloning	Miura *et al*., 2009, 2010
木蠹蛾科 Cossidae				
小线角木蠹蛾 *Streltzoviella insularis*	Ⅰ型 Type Ⅰ *Z*3-14: Ac	*SinsOR*10, *SinsOR*20	触角转录组测序 Antennal transcriptome sequencing	Yang *et al*., 2019
沙棘木蠹蛾 *Eogystia hippophaecolus*	Ⅰ型 Type Ⅰ *Z*7-14: Ac, *E*3-14: Ac	*EhipPR*1 – 3	触角转录组测序 Antennal transcriptome sequencing	Hu *et al*., 2016
菜蛾科 Plutellidae				
小菜蛾 *Plutella xylostella*	Ⅰ型 Type Ⅰ *Z*11-16: Ald	*PxylOR*1, *PxylOR*3 – 8, *PxylOR*41, *PxylOR*45	同源克隆 Homologous cloning; 触角转录组测序 Antennal transcriptome sequencing	Mitsuno *et al*., 2008; Sun *et al*., 2013; Yang SY *et al*., 2017
卷蛾科 Tortricidae				
苹果蠹蛾 *Cydia pomonella*	Ⅰ型 Type Ⅰ *E*8, *E*10-12: OH	*CpomOR*1, *CpomOR*3 – 5, *CpomOR6a*, *CpomOR6b*, *CpomOR*7 – 9, *CpomOR*21 – 22	触角转录组测序 Antennal transcriptome sequencing	Bengtsson *et al*., 2012; Walker *et al*., 2016
山毛榉卷叶蛾 *Cydia fagiglandana*	Ⅰ型 Type Ⅰ *E*8, *E*10-12: Ac	*CfagOR*1, *CfagOR*2.1, *CfagOR*2.2, *CfagOR*3 – 4, *CfagOR*5.1, *CfagOR*5.2, *CfagOR*6 – 8	触角转录组测序 Antennal transcriptome sequencing	Gonzalez *et al*., 2017
豆荚小卷蛾 *Cydia nigricana*	Ⅰ型 Type Ⅰ *E*8, *E*10-12: Ac	*CnigOR*1 – 2, *CnigOR*5 – 9	触角转录组测序 Antennal transcriptome sequencing	Gonzalez *et al*., 2017
芽广翅小卷蛾 *Hedya nubiferana*	Ⅰ型 Type Ⅰ *E*8, *E*10-12: Ac	*HnubOR*2.1, *HnubOR*2.2, *HnubOR*3, *HnubOR*6, *HnubOR*8.1, *HnubOR*8.2, *HnubOR*22	触角转录组测序 Antennal transcriptome sequencing	Gonzalez *et al*., 2017
苹淡褐卷蛾 *Epiphyas postvittana*	Ⅰ型 Type Ⅰ *E*11-14: Ac	*EposOR*1, *EposOR*6 – 7, *EposOR*21 – 22, *EposOR*41, *EposOR*43, *EposOR*45	同源克隆 Homologous cloning	Jordan *et al*., 2009; Corcoran, 2011; Corcoran *et al*., 2015
梨小食心虫 *Grapholita molesta*	Ⅰ型 Type Ⅰ *Z*8-12: Ac	*GmolOR*1, *GmolOR*4, *GmolOR*6, *GmolOR*11	触角转录组测序 Antennal transcriptome sequencing	Li *et al*., 2015
斜纹卷蛾 *Ctenopseustis obliquana*	Ⅰ型 Type Ⅰ *Z*8-14: Ac, *Z*5-14: Ac	*CbolOR*1, *CbolOR*6 – 7, *CbolOR*22, *CbolOR45a*, *CbolOR45b*	触角转录组测序 Antennal transcriptome sequencing	Steinwender *et al*., 2015

续表 1 Table 1 continued

物种 Species	性信息素类型及主要成分 Pheromone type and major components	候选 PR 基因 Candidate PR genes	鉴定方法 Identification methods	参考文献 References
褐头卷叶蛾 *Ctenopseustis herana*	Ⅰ型 Type Ⅰ *Z*5-14: Ac	*CherOR1a*, *CherOR1b*, *CherOR*6 – 7, *CherOR*21 – 22, *CherOR*45	触角转录组测序 Antennal transcriptome sequencing	Steinwender *et al*., 2015
Planotortrix octo	Ⅰ型 Type Ⅰ *Z*8-14: Ac	*PoctOR1a*, *PoctOR*6 – 7, *PoctOR*21 – 22, *PoctOR*45	触角转录组测序 Antennal transcriptome sequencing	Steinwender *et al*., 2016
Planotortrix excessana	Ⅰ型 Type Ⅰ *Z*5-14: Ac, *Z*7-14: Ac	*PexcOR1a*, *PexcOR*7, *PexcOR*21 – 22, *PexcOR*45	触角转录组测序 Antennal transcriptome sequencing	Steinwender *et al*., 2016
葡萄花翅小卷蛾 *Lobesia botrana*	Ⅰ型 Type Ⅰ *E*7, *Z*9-12: Ac	*LbotOR*1, *LbotOR*2.1 – 2.4, *LbotOR*3.1, *LbotOR*4.2, *LbotOR*6, *LbotOR*38.2, *LbotOR*76	触角转录组测序 Antennal transcriptome sequencing	Rojas *et al*., 2018
枯叶蛾科 Lasiocampidae				
云南松毛虫 *Dendrolimus houi*	Ⅰ型 Type Ⅰ *E*5, *Z*7-12: OH	未鉴定到 PR 基因 No PR gene detected	触角转录组测序 Antennal transcriptome sequencing	Zhang SF *et al*., 2014
思茅松毛虫 *Dendrolimus kikuchii*	Ⅰ型 Type Ⅰ *Z*5, *E*7-12: Ac	未鉴定到 PR 基因 No PR gene detected	触角转录组测序 Antennal transcriptome sequencing	Zhang SF *et al*., 2014
马尾松毛虫 *Dendrolimus punctatus*	Ⅰ型 Type Ⅰ *E*5, *Z*7-12: OH	未鉴定到 PR 基因 No PR gene detected	触角转录组测序 Antennal transcriptome sequencing	Zhang *et al*., 2017a, 2017b
舟蛾科 Notodontidae				
仁扇舟蛾 *Clostera restitura*	Ⅰ型 Type Ⅰ 性信息素成分未确定 Sex pheromone components not determined	*Cres*106862, *Cres*102753, *Cres*98888	触角转录组测序 Antennal transcriptome sequencing	Gu *et al*., 2019
灯蛾科 Arctiidae				
美国白蛾 *Hyphantria cunea*	Ⅱ型 Type Ⅱ (9*S*,10*R*)-9,10-环氧-(3*Z*,6*Z*)-二十一碳二烯(*Z*, *Z*)-3,6-*cis*-9,10-Epoxyheneicosadiene	*HyphOR*1, *HyphOR*7, *HyphOR*50	触角转录组测序 Antennal transcriptome sequencing	Zhang LW *et al*., 2016
尺蛾科 Geometridae				
冬尺蠖蛾 *Operophtera brumata*	Ⅱ型 Type Ⅱ 1, 3*Z*, 6*Z*, 9*Z*-19: Hy	*ObruOR*1	同源克隆 Homologous cloning	Zhang DD *et al*., 2016
灰茶尺蠖 *Ectropis grisescens*	Ⅱ型 Type Ⅱ *Z*3, *Z*9-6,7-Epoxy-18: Hy, *Z*3, *Z*6, *Z*9-18: Hy	*EgriOR*24 – 25, *EgriOR*28, *EgriOR*31, *EgriOR*37, *EgriOR*44	触角转录组测序 Antennal transcriptome sequencing	Li ZJ *et al*., 2017

续表 1 Table 1 continued

物种 Species	性信息素类型及主要成分 Pheromone type and major components	候选 PR 基因 Candidate PR genes	鉴定方法 Identification methods	参考文献 References
茶尺蠖 *Ectropis obliqua*	Ⅱ型 Type Ⅱ *Z*3，*Z*9-6，7-Epoxy-18：Hy，*Z*3，*Z*6，*Z*9-18：Hy	*EbolOR*24－25，*EbolOR*28，*EbolOR*31，*EbolOR*37，*EbolOR*44	触角转录组测序 Antennal transcriptome sequencing	Li *et al*., 2018
毒蛾科 Lymantriidae				
舞毒蛾 *Lymantria dispar*	Ⅲ型 Type Ⅲ （7*R*，8*S*）-7，8 环氧-2-甲基十八烷 （7*R*，8*S*）-2-Methyl-7，8-epoxyoctadecane	*LdisOR*3	触角转录组测序 Antennal transcriptome sequencing	McCormick *et al*., 2017
蛀果蛾科 Carposinidae				
桃小食心虫 *Carposina sasakii*	其他类型 Other types 顺-7-二十碳烯-11-酮 *Z*7-Eicosen-11-one	*CsasOR*3，*CsasOR*8，*CsasOR*21，*CsasOR*33	触角转录组测序 Antennal transcriptome sequencing	Tian *et al*., 2018

表 2　已完成功能研究的性信息素受体的配体及研究方法

Table 2　Ligands of pheromone receptors and methods used in functional study

物种 Species	PR 名称及配体 PR names and ligands	研究方法或材料 Methods or materials for functional study	参考文献 References
高山毛顶蛾 *E. semipurpurella*	EsemOR1：β-Caryophyllene；EsemOR3：（*S*，*Z*）-6-nonen-2-ol#*；EsemOR6：－ HEK293 细胞系表达系统 HEK293 cell line expression system： EsemOR5：（*Z*）-6-nonen-2-one*；EsemOR4：－ 爪蟾卵母细胞表达系统 *Xenopus* oocyte expression system： EsemOR4：（*R*，*Z*）-6-nonen-2-ol*；EsemOR5：（*S*，*Z*）-6-nonen-2-ol	HEK293 细胞系 HEK293 cell line；爪蟾卵母细胞 *Xenopus* oocytes	Yuvaraj *et al*., 2017；Hou *et al*., 2019
红醋栗穿孔蛾 *L. capitella*	LcapOR6：*Z*9，*Z*11-14：Ald*；LcapOR7：*Z*11-14：OH*；LcapOR8：*Z*9，*Z*11-14：OH#*；LcapOR1，LcapOR3－5：－	HEK293 细胞系 HEK293 cell line	Yuvaraj *et al*., 2018b
多音天蚕 *A. polyphemus*	ApolOR1：*E*6，*Z*11-16：Ald	HEK293 细胞系 HEK293 cell line	Forstner *et al*., 2009
烟草天蛾 *M. sexta*	MsexOR1：*E*10，*Z*12-16：Ald#*；MsexOR4：－	HEK293 细胞系 HEK293 cell line；CHO 细胞系 CHO cell line；爪蟾卵母细胞 *Xenopus* oocytes	Wicher *et al*., 2017

续表 2 Table 2 continued

物种 Species	PR 名称及配体 PR names and ligands	研究方法或材料 Methods or materials for functional study	参考文献 References
家蚕 *B. mori*	BmorOR1: *E*10,*Z*12-16: OH$^{\#*}$; BmorOR3: *E*10,*Z*12-16: Ald*; BmorOR4 – 6: –	爪蟾卵母细胞 *Xenopus* oocytes; 果蝇"空神经元"系统 *Drosophila* "empty neuron" system; 转基因家蚕 Transgenic *Bombyx mori*; 家蚕巨型囊泡系统 *Bombyx mori* giant vesicles system; TALEN 基因敲除 TALEN gene knockout; HEK293 细胞系 HEK293 cell line	Sakurai *et al*., 2004, 2011, 2015; Nakagawa *et al*., 2005; Große-Wilde *et al*., 2006; Syed *et al*., 2006, 2010; Kurtovic *et al*., 2007; Hamada *et al*., 2014; Nakagawa and Touhara, 2014
烟芽夜蛾 *H. virescens*	HvirOR6: *Z*9-14: Ald*; HvirOR13: *Z*11-16: Ald$^{\#*}$; HvirOR14: *Z*11-16: Ac*; HvirOR16: *Z*11-16: OH*; HvirOR11, HvirOR15: –	HEK293 细胞系 HEK293 cell line; 爪蟾卵母细胞 *Xenopus* oocytes; 果蝇"空神经元"系统 *Drosophila* "empty neuron" system	Große-Wilde *et al*., 2007; Kurtovic *et al*., 2007; Wang G *et al*., 2011; Vásquez *et al*., 2013; Wang B *et al*., 2018
棉铃虫 *H. armigera*	HarmOR6: *Z*9-16: OH*; HarmOR13: *Z*11-16: Ald$^{\#*}$; HarmOR14b: *Z*9-14: Ald*; HarmOR16: *Z*11-16: OH*; HarmOR11, HarmOR14, HarmOR15: –	爪蟾卵母细胞 *Xenopus* oocytes; CRISPR/Cas9 基因敲除 CRISPR/Cas9 gene knockout; 草地贪夜蛾 Sf9 细胞系 *Spodoptera frugiperda* Sf9 cell line; 果蝇"空神经元"系统 *Drosophila* "empty neuron" system	Liu Y *et al*., 2013; Jiang *et al*., 2014; Liu *et al*., 2014; Yang K *et al*., 2017; Wang *et al*., 2018
烟青虫 *H. assulta*	HassOR6: *Z*9-16: OH*; HassOR13: *Z*11-16: Ald*; HassOR14b: *Z*9-16: Ald$^{\#*}$; HassOR16: *Z*9-14: Ald*; HassOR11, HassOR14: –	爪蟾卵母细胞 *Xenopus* oocytes; 果蝇"空神经元"系统 *Drosophila* "empty neuron" system; Sf9 细胞系 Sf9 cell line	Jiang *et al*., 2014; Xu *et al*., 2014; Chang *et al*., 2016; Wang *et al*., 2016, 2018; Yang K *et al*., 2017
海灰翅夜蛾 *S. littoralis*	SlitOR5: *Z*9,*E*11-14: Ac$^{\#*}$; SlitOR6: *Z*9,*E*12-14: Ac*; SlitOR13: *Z*9,*E*12-14: Ac*; SlitOR11: –	果蝇"空神经元"系统 *Drosophila* "empty neuron" system; 爪蟾卵母细胞 *Xenopus* oocytes; CRISPR/Cas9 基因敲除 CRISPR/Cas9 gene knockout	Montagné *et al*., 2012; de Fouchier *et al*., 2015; Bastin-Héline *et al*., 2019
甜菜夜蛾 *S. exigua*	SexiOR13: *Z*9,*E*12-14: Ac$^{\#*}$; SexiOR16: *Z*9-14: OH*; SexiOR6, SexiOR11: –	爪蟾卵母细胞 *Xenopus* oocytes	Liu CC *et al*., 2013
斜纹夜蛾 *S. litura*	SlituOR6: *Z*9,*E*12-14: Ac*; SlituOR13: *Z*9,*E*12-14: Ac*; SlituOR16: *Z*9-14: OH*; SlituOR11: –	爪蟾卵母细胞 *Xenopus* oocytes	Zhang *et al*., 2015b
大螟 *S. inferens*	SinfOR21: *Z*11-16: OH*; SinfOR27: *Z*9,*E*12-14: OAc*; SinfOR29: *Z*11-16: Ac$^{\#*}$	爪蟾卵母细胞 *Xenopus* oocytes	Zhang YN *et al*., 2014
黄地老虎 *A. segetum*	AsegOR1: *Z*7-12: Ac$^{\#*}$; AsegOR3: *Z*7-12: Ac$^{\#*}$; AsegOR3: 3*Z*,6*Z*,9*Z*-21: Hy*; AsegOR4: *Z*7-12: Ac$^{\#*}$; AsegOR5: *Z*9-14: Ac*; AsegOR6: *Z*5-10: OH*; AsegOR7: *Z*5-10: Ac*; AsegOR8: *Z*5-10: OH*; AsegOR9: *Z*5-10: Ac*; AsegOR10: *Z*9-14: Ac*	爪蟾卵母细胞 *Xenopus* oocytes	Zhang and Löfstedt, 2013; Zhang DD *et al*., 2016

续表 2 Table 2 continued

物种 Species	PR 名称及配体 PR names and ligands	研究方法或材料 Methods or materials for functional study	参考文献 References
双委夜蛾 *A. dissimilis*	AdisOR1：*Z*9,*E*12-14:OH*；AdisOR14：*Z*9,*E*12-14:OH*；AdisOR6，AdisOR11：–	爪蟾卵母细胞 *Xenopus* oocytes	Liu *et al*., 2019
二点委夜蛾 *A. lepigone*	AlepOR3：*Z*7-12：Ac*；AlepOR4：*Z*9-14：Ac#*；AlepOR5：*Z*11-16：Ac*；AlepOR6：*Z*9,*E*12-14:Ac*	爪蟾卵母细胞 *Xenopus* oocytes	Zhang YN *et al*., 2019
粘虫 *M. separata*	MsepOR1：*Z*11-16：Ac#*[同表 1 中 MsepPR4（MsepPR4 as in Table 1）]；MsepOR3：*Z*11-16:Ald#*[同表 1 中 MsepPR3（MsepPR3 as in Table 1）]	爪蟾卵母细胞 *Xenopus* oocytes	Mitsuno *et al*., 2008；Jiang *et al*., 2019
瓜绢螟 *D. indica*	DindOR1：*E*11-16:Ald#*	爪蟾卵母细胞 *Xenopus* oocytes	Mitsuno *et al*., 2008
脐橙螟 *A. transitella*	AtraOR1：*Z*11,*Z*13-16:Ald#；AtraOR3：*Z*11-16:Ald	爪蟾卵母细胞 *Xenopus* oocytes	Xu *et al*., 2012
二化螟 *C. suppressalis*	CsupPR1：*Z*11-16：Ald#*；CsupPR2：*Z*11-16：Ald#*；CsupPR4：*Z*9-16：Ald*；CsupPR6：*Z*9-14:OH*；CsupPR3，CsupPR5：–	爪蟾卵母细胞 *Xenopus* oocytes	Chang *et al*., 2015
豆秆野螟 *O. scapulalis*	OscaOR1：*E*11-14：OH*；OscaOR3：*E*11-14：Ac#*；OscaOR4：*E*11-14：Ac#*；OscaOR5：*E*12-14:Ac*；OscaOR6–8：–	爪蟾卵母细胞 *Xenopus* oocytes	Miura *et al*., 2009, 2010；Nakagawa and Touhara, 2014
O. latipennis	OlatOR1：*E*11-14:OH#*	爪蟾卵母细胞 *Xenopus* oocytes	Miura *et al*., 2009
欧洲玉米螟 *O. nubilalis*	OnubOR1：*E*12-14：Ac*；OnubOR3：*E*12-14：Ac*；OnubOR5：*E*12-14：Ac*；OnubOR6：*Z*11-14:Ac#*；OnubOR4：–	爪蟾卵母细胞 *Xenopus* oocytes	Wanner *et al*., 2010；Leary *et al*., 2012
亚洲玉米螟 *O. furnacalis*	OfurOR4：*Z*12-14：Ac#*；OfurOR5b：*Z*11-14：Ac*；OfurOR6：*E*12-14：Ac#*；OfurOR7：*Z*9-14:Ac*；OfurOR8：*E*11-14:Ac*；OfurOR3，OfurOR35a：–	爪蟾卵母细胞 *Xenopus* oocytes	Leary *et al*., 2012；Liu W *et al*., 2018
小菜蛾 *P. xylostella*	PxylOR1：*Z*11-16:Ald#*；PxylOR4：*Z*9，*E*12-14:Ac*；PxylOR41：*Z*9-14:Ac*；PxylOR3，PxylOR5–8，PxylOR45：–	爪蟾卵母细胞 *Xenopus* oocytes；转基因家蚕 Transgenic *Bombyx mori*	Mitsuno *et al*., 2008；Sakurai *et al*., 2011；Sun *et al*., 2013；Liu YP *et al*., 2018
苹果蠹蛾 *C. pomonella*	CpumOR1：–；CpumOR1，CpumOR3：ethyl-*E*2,*Z*4-10:Ac；CpumOR3a：ethyl-*E*2,*Z*4-10:Ac；CpumOR6a：*E*8,*E*10-12:Ac*	HEK293 细胞系 HEK293 cell line；CRISPR/Cas9 基因敲除 CRISPR/Cas9 gene knockout；果蝇"空神经元"系统 *Drosophila* "empty neuron" system；爪蟾卵母细胞 *Xenopus* oocytes	Bengtsson *et al*., 2014；Cattaneo *et al*., 2017；Garczynsk *et al*., 2017；Wan *et al*., 2019
苹果褐卷蛾 *E. postvittana*	EposOR1：Methyl salicylate；EposOR1：*Z*9,*E*11-14:Ac*；EposOR6：*Z*11-14:Ac*；EposOR45：*E*9-14:Ac*；EposOR7，EposOR21–22，EposOR41，EposOR43：–	Sf9 细胞系 Sf9 cell line；HEK293 细胞系 HEK293 cell line	Jordan *et al*., 2009；Corcoran, 2011
斜纹卷蛾 *C. obliquana*	CoblOR7：*Z*8-14:Ac#*；CoblOR1：–	HEK293 细胞系 HEK293 cell line	Steinwender *et al*., 2015
褐头卷叶蛾 *C. herana*	CherOR7：*Z*7-14:Ac；CherOR1a，CherOR1b：–	HEK293 细胞系 HEK293 cell line	Steinwender *et al*., 2015
冬尺蠖蛾 *O. brumata*	ObruOR1：1,3*Z*，6*Z*，9*Z*-19:Hy#*	爪蟾卵母细胞 *Xenopus* oocytes	Zhang DD *et al*., 2016
灰茶尺蠖 *E. grisescens*	EgriOR31：*Z*3，*Z*9-6,7-epoxy-18:Hy#*	爪蟾卵母细胞 *Xenopus* oocytes	Li ZJ *et al*., 2017

主要性信息素成分 Major pheromone component；* 最佳配体 Optimal ligand；–：未鉴定到配体 No ligand was identified.

仅对植物挥发物梨酯有电生理反应(Bengtsson *et al.*, 2014; Cattaneo *et al.*, 2017),对性信息素成分没有反应,但当它在爪蟾卵母细胞中表达时,不仅能被梨酯激活,也能被性信息素所激活(Wan *et al.*, 2019)。烟青虫 HassOR13 在果蝇"空神经元"表达系统和烟青虫触角 ORN 中的结合谱比爪蟾卵母细胞中的结合谱更窄,表现出更强的特异性(Wang *et al.*, 2016)。Hou 等(2019)和 Yuvaraj 等(2017)使用 HEK293 细胞系和爪蟾卵母细胞两种表达系统研究了高山毛顶蛾 PR 的功能并系统地比较了两种表达系统鉴定 PR 的功能差异,结果表明,在不同的表达系统中,EsemOR3 和 EsemOR5 的选择特异性和结合特异性均存在差异;此外,EsemOR4 在 HEK293 表达系统中对测试的性信息素成分均无电生理反应,而在爪蟾卵母细胞表达系统中特异地对主要性信息素成分有反应(Yuvaraj *et al.*, 2017; Hou *et al.*, 2019)。这种同一个 PR 在不同的异源表达系统中表现出明显的功能差异,可能与不同异源表达系统固有的因素有关,也可能与不同的表达系统中气味的刺激方式差异相关。另外,与昆虫体内环境相比,由于异源表达系统存在一些固有的缺陷同样会限制我们对 PR 功能的评估,例如,鉴定 PR 功能时所用的气味浓度和昆虫在自然环境中所接触的气味浓度是否相符,筛选 PR 配体时所使用的气味种类和数量,异源表达系统中缺少性信息素识别过程中的重要蛋白,如 PBP,SNMP 和 ODE 等。因此,当我们鉴定 PR 功能时,不能简单地根据体外筛选得到的配体来定义其体内功能,还需要借助体内功能研究方法,对其功能进行进一步确定。

目前,研究蛾类 PR 功能的体内研究方法主要包括 RNA 干扰(RNA interference, RNAi)技术(Lin *et al.*, 2015; Zhang QH *et al.*, 2017),TALENs (transcription activator-like effector nucleases)基因编辑技术(Sakurai *et al.*, 2015)以及 CRISPR/Cas9 (clustered regularly interspaced short palindromic repeats associated nuclease Cas9)基因编辑技术(Chang *et al.*, 2017)等。由于蛾类昆虫基因的 RNAi 效果差,不同基因干扰效率差异大(Terenius *et al.*, 2011),所以目前使用 RNAi 技术研究蛾类 PR 功能的报道较少,而 CRISPR/Cas9 作为一种新兴基因编辑技术,凭借其效率高、价格低、操作简单等优点,在今后 PR 功能研究中必将占据重要地位。但是,我们也应该注意到,如果单独运用基因敲除技术研究 PR 的功能会存在一定的盲目性。例如,当一个 PR 突变体的交配率下降时,并不能清楚地解释这个 PR 是如何导致交配率下降的。尽管可以通过电生理技术比较突变体和野生型对性信息素的反应差异,但仍难以解释这些差异是由这个 PR 直接还是间接导致的。有研究发现,位于同一根感器下的神经元之间存在侧向抑制现象并能影响昆虫嗅觉行为(Su *et al.*, 2012; Zhang Y *et al.*, 2019),所以,一个神经元上的受体被敲除时,很可能影响邻近神经元的功能。此外,由于受体和配体之间是组合编码的(Carey *et al.*, 2010; de Fouchier *et al.*, 2017),受体之间还可能存在功能补偿作用。因此,为了更全面地研究和理解 PR 的功能,需要将体外的功能鉴定方法和体内的研究方法充分地结合起来。一般情况下,体外功能研究方法周期较短,操作相对简单,所以我们可以先通过体外异源表达系统对目标 PR 的配体进行大范围地筛选,明确其候选配体,推测其在昆虫体内的功能。然后在昆虫体内将目标 PR 基因进行敲除,并针对其配体设计试验验证该 PR 的体内功能。例如,Liu Y 等(2013)通过爪蟾卵母细胞表达系统确定了棉铃虫 HarmOR16 是一种性信息素拮抗剂 *Z*11-16: OH 的受体,但是并不清楚它分布在哪种类型的长毛形感器及其生态学作用。随后,Chang 等(2017)通过 CRISPR/Cas9 技术将 *HarmOR*16 在棉铃虫中进行敲除,并借助电生理及行为学实验,明确了该受体与棉铃虫选择最优的交配时间有关。

3.2 蛾类典型性信息素受体的功能研究

通常情况下,蛾类典型的 PR 基因比较保守,在进化树中聚集于同一分支,这也是蛾类典型 PR 基因鉴定的一个重要标准。表 2 总结了截至 2019 年 12 月,已经研究功能的蛾类 PR 的配体及研究方法等信息。

根据目前已研究功能的典型 PR 对性信息素的结合特异性,将其分为以下几类:(1)结合谱特异的 PR。这类 PR 通常是主要性信息素的受体。例如,家蚕主要性信息素成分 *E*10, *Z*12-16: OH 的受体 BmorOR1(Sakurai *et al.*, 2004),红醋栗穿孔蛾主要性信息素成分 *Z*9, *Z*11-14: OH 的受体 LcapOR8 (Yuvaraj *et al.*, 2018b)等(表 2)。特异的结合谱有助于更准确地识别同种雌蛾释放的性信息素而不受其他成分的干扰。(2)结合谱宽的 PR。除了结合谱特异的 PR 以外,大多数 PR 都能被多种结构类似的性信息素成分或类似物所激活,具有较宽的配体结合谱。例如,黄地老虎 *Agrotis segetum* 所有的 PR

(Zhang and Löfstedt, 2013)，豆秆野螟 *Ostrinia scapulalis* 除了未鉴定到配体的 OscaOR6－8(Miura *et al.*, 2009, 2010)等，均能被至少两种性信息素或类似物所激活。这类 PR 基因可能是对性信息素改变的一种预适应，即使性信息素成分发生了轻微的变化，雄成虫同样能追踪到雌成虫(Fleischer and Krieger, 2018)。(3)未鉴定到配体的 PR。除了上面两类 PR 以外，还有一些 PR 不能被测试的化合物所激活，这类 PR 很常见，在目前已鉴定 PR 功能的蛾类中普遍存在(表 2)。不过，虽然目前未鉴定到这类 PR 对应的配体，但是并不能说明它们完全没有作用。Zhang 等发现冬尺蠖蛾 ObruOR1 能被Ⅱ类性信息素成分 1,3*Z*,6*Z*,9*Z*-19: Hy 所激活，而其在黄地老虎中的同源基因 *AsegOR*3 同样能被这类化合物所激活(Zhang DD *et al.*, 2016)。系统发育分析结果表明，ObruOR1 和 AsegOR3 与烟芽夜蛾 HvirOR11，棉铃虫 HarmOR11，烟青虫 HassOR11 以及甜菜夜蛾 SexiOR11 聚集在进化树的同一分支，而这些 OR11 在功能研究中均未鉴定到对应的配体，这说明这些 OR11 很可能同样识别这一类化合物。但是这些化合物的来源及其对夜蛾科昆虫的生态学意义还需进一步研究。另外，Cattaneo 等(2017)借助 HEK293 细胞系及果蝇空神经元表达系统研究苹果蠹蛾 CpomOR1 的功能，发现 CpomOR1 在两种表达系统中均不能被测试的化合物激活。但是，Garczynski 等(2017)使用 CRISPR/Cas9 技术将该受体进行基因敲除，发现突变体雌虫产卵量及卵孵化率均显著下降，尽管尚不清楚 CpomOR1 的作用机理。

3.3　蛾类其他性信息素受体的功能研究

尽管科研人员已经在蛾类昆虫中鉴定了大量的典型 PR，并且对其中一部分的功能进行了深入地研究，但是仍然存在一些问题没有解决。例如，在几个已进行 OR 鉴定和分析的物种中未鉴定到典型的 PR 基因，如黄野螟 *Heortia vitessoides*(Cheng *et al.*, 2019)及松毛虫属 *Dendrolimus* 的 3 种松毛虫(Zhang SF *et al.*, 2014, 2017a, 2017b)。此外，在多个已完成典型 PR 功能研究的物种中，未找到其主要性信息素成分的受体，如斜纹夜蛾 *Spodoptera litura* (Zhang *et al.*, 2015b)与海灰翅夜蛾(Montagné *et al.*, 2012; de Fouchier *et al.*, 2015)的主要性信息素成分 *Z*9,*E*11-14: Ac 的受体，苹果蠹蛾主要性信息素成分 *E*8,*E*10-12: OH 的受体(Bengtsson *et al.*, 2014; Cattaneo *et al.*, 2017; Garczynsk *et al.*, 2017; Wan *et al.*, 2019)以及苹果褐卷蛾主要性信息素成分 *E*11-14: Ac(Jordan *et al.*, 2009; Corcoran, 2011)的受体等。这些问题都暗示了蛾类昆虫可能还存在其他的 PR 基因。

近些年，研究人员在几种蛾类昆虫中发现一些位于典型 PR 分支以外的 PR 基因，这些 PR 同样起着识别性信息素的作用。Bastin-Héline 等(2019)通过表达量及功能筛选，找到了海灰翅夜蛾一个独立于传统 PR 分支的候选 PR 基因，通过基因敲除并借助行为、电生理等研究证明了 SlitOR5 为其主要性信息素的受体。Li 等同样通过 OR 基因的表达量，找到一簇在灰茶尺蠖 *Ectropis grisescens* 雄蛾触角中高表达的 OR 基因，但是这个 OR 基因并不在传统的 PR 分支中，通过体外功能研究，发现这个分支中的一个 OR 能特异地识别其主要性信息素成分(Li ZJ *et al.*, 2017)。Yuvaraj 等(2017)通过触角转录组鉴定了一种单孔亚目蛾类高山毛顶蛾的 OR 基因，通过功能研究找到 3 个识别其性信息素的 PR 基因，这 3 个 PR 基因构成了一个独立的 PR 分支(图 1)。

目前人们对于蛾类非典型 PR 的研究报道较少，主要集中在上述海灰翅夜蛾等 3 个物种中。但是随着更多蛾类的 PR 基因得到鉴定和功能得到研究，我们对蛾类 PR 的认识也必将更加全面，更加深入。

4　蛾类昆虫性信息素受体的进化

雌蛾释放的性信息素作为种内异性交流的主要方式，也使种间产生了生殖隔离。通常情况下，不同种雌蛾释放的性信息素成分存在很大差异。为了能在复杂的环境中找到合适的配偶，雄蛾必须进化出一套与其高度特异的信息素相对应的 PR 基因。为了研究不同种蛾类 PR 的进化关系，我们使用 RAxML v8(Stamatakis, 2014)的 JTT 氨基酸替换模型构建进化树。进行 1 000 次 bootstrap 统计学检测，选取 7 种蛾类的 OR 基因及冬尺蠖蛾的 *ObruOR*1 和 *ObruOrco* 进行系统发育分析(图 1)。这 7 种蛾类包括高山毛顶蛾、红醋栗穿孔蛾、家蚕、海灰翅夜蛾、马尾松毛虫 *Dendrolimus punctatus*、灰茶尺蠖以及桃小食心虫 *Carposina sasakii*。这些蛾类物种均具有独特的特征：高山毛顶蛾的性信息素为 0 型性信息素，红醋栗穿孔蛾是性信息素为 I 型的单孔亚目蛾类，家蚕为蛾类昆虫的模式昆虫，海灰翅夜蛾中发现了新的 PR 基因分支，马尾松毛虫不包含传统的 PR 基因，灰茶尺蠖的性信息素为Ⅱ型性信息

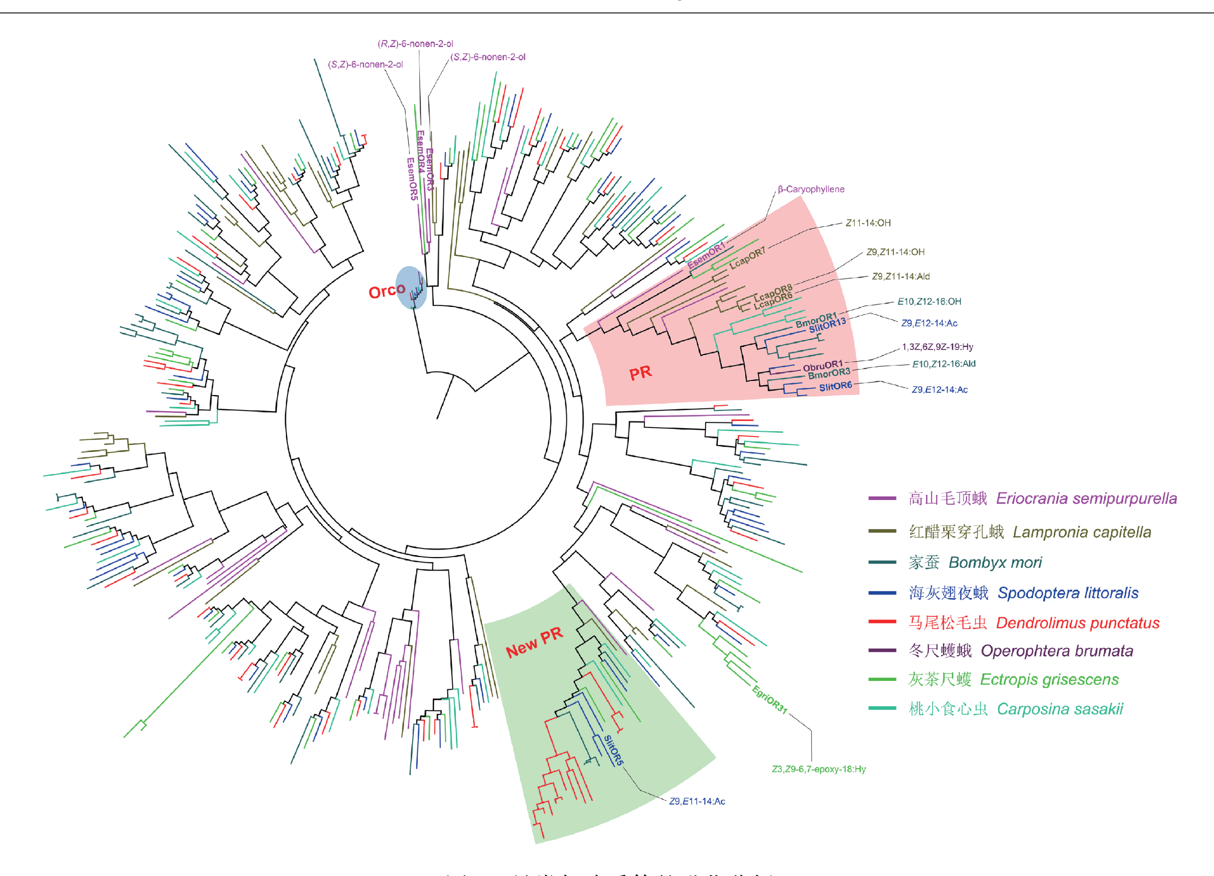


图 1 蛾类气味受体的进化分析

Fig. 1 Phylogenetic analysis of odorant receptors in moths

用于系统进化树构建的 OR 氨基酸序列来源物种及文献出处 Source species and references of OR amino acid sequences used for phylogenetic tree construction：高山毛顶蛾 *Eriocrania semipurpurella*（Yuvaraj *et al*., 2017, 2018a），红醋栗穿孔蛾 *Lampronia capitella*（Yuvaraj *et al*., 2018a, 2018b），家蚕 *Bombyx mori*（Tanaka *et al*., 2009），海灰翅夜蛾 *Spodoptera littoralis*（Walker *et al*., 2019），马尾松毛虫 *Dendrolimus punctatus*（Zhang *et al*., 2017a, 2017b），灰茶尺蠖 *Ectropis grisescens*（Li ZJ *et al*., 2017），桃小食心虫 *Carposina sasakii*（Tian *et al*., 2018），冬尺蠖蛾 *Operophtera brumata*（Zhang DD *et al*., 2016）. 氨基酸序列使用 MAFFT v7（Katoh and Standley, 2013）进行比对，进化树使用 RAxML v8（Stamatakis, 2014）的 JTT 氨基酸替换模型进行构建。进行 1 000 次 bootstrap 统计学检测。Alignments of amino acid sequences were performed by MAFFT version 7（Zhang DD *et al*., 2016）and the phylogenetic tree was constructed using RAxML version 8（Stamatakis, 2014）with the JTT amino acid substitution model. Node support was assessed using a bootstrap method based on 1 000 replicates.

素，并已鉴定到独立于传统 PR 分支的 PR 基因，桃小食心虫的性信息素类型属于其他类型，冬尺蠖蛾的性信息素为Ⅱ型性信息素，并已鉴定到位于传统 PR 分支上的 PR 基因。

从进化树我们可以发现，尽管这些蛾类的亲缘关系较远，但是它们的 Orco 基因仍聚在进化树的同一分支，具有高度保守性。相对来说，不同蛾类 PR 基因的进化关系较远。根据目前已鉴定功能的 PR 基因的系统发育关系，我们发现除了传统的 PR 分支以外，还包含 3 个 PR 分支，高山毛顶蛾的 3 个 PR 基因构成了一个感受 0 型性信息素成分的 PR 分支，海灰翅夜蛾中新发现的一个识别其主要性信息素成分的 PR 基因构成了一个新的 PR 分支以及灰茶尺蠖识别其主要性信息素的 PR 基因形成的一个分支（图 1）。

值得注意的是，在传统的 PR 分支中，既包括识别Ⅰ型性信息素的 PR 又包括识别Ⅱ型性信息素的 PR，同时还包括一个识别重要植物源气味 β-caryophyllene 的 OR（EsemOR1）。另外，性信息素为其他类型的桃小食心虫的 4 个候选 PR 也分布在此分支中，尽管目前它们的功能还没有得到鉴定。这说明识别不同类型性信息素的 PR 基因在进化上并没有完全分离，可能由相同的祖先基因（ancestral gene）进化而来。但奇怪的是，马尾松毛虫的性信息素的类型为Ⅰ型，但是它的 PR 基因并不分布在传统 PR 分支中，这说明了马尾松毛虫 PR 基因的进化与其性信息素种类以及物种进化并没有直接联系。冬尺蠖蛾 ObruOR1 与识别Ⅰ型性信息素的 PR 基因的进化关系，同样支持这一观点（图 1，粉色分支）。

海灰翅夜蛾作为一种典型利用Ⅰ型性信息素的

蛾类昆虫，它识别主要性信息素的 PR 基因编码蛋白，SlitOR5 分布在一个远离传统的 PR 分支的分支中（图 1，绿色分支）。我们发现，这个分支包含多个马尾松毛虫的 OR 基因，同时还包括其他除了冬尺蠖蛾（进化树仅包括报道的两个基因）以外所有蛾类的 OR 基因，这说明了这个新的 PR 分支并不是海灰翅夜蛾所独有的，很可能与传统的 PR 分支一样，在 OR 进化过程中分化并独立出来。尽管处于这个分支中其他蛾类的 OR 基因的功能还未得到验证，但我们发现，对于某一种蛾类来说，它的 PR 基因在两个分支中的分布存在一定偏向性。例如，马尾松毛虫所有的候选 PR 基因都分布在此分支，而家蚕和红醋栗穿孔蛾候选 PR 基因则更多分布在传统 PR 分支中。当然，如果想明确两个 PR 分支的进化关系，还需要更多的实验证据支持。

灰茶尺蠖的一个识别其主要性信息素的候选 PR 既不属于传统的 PR 分支中也不属于新鉴定的 PR 分支（图 1）。在系统发育树中，这一簇基因与新的 PR 分支关系更近，但是目前还不能确定它们是否属于同一分支。如果它们是属于同一分支，那么对这几个物种而言，PR 基因更多存在于新的分支中，这个结果可能在一定程度上颠覆我们对蛾类 PR 基因进化及性信息素识别机制的认识。

另外一个 PR 分支由高山毛顶蛾的 3 个 PR 基因构成，这 3 个基因主要分布在蛾类昆虫识别植物源气味的 OR 基因分支中。由于高山毛顶蛾的性信息素结构更类似于植物挥发物，因此存在这样的进化关系也很好理解。此外，我们注意到不管在传统 PR 分支还是新的 PR 分支中，它们最外缘都是高山毛顶蛾的 OR 基因（图 1），这与高山毛顶蛾在蛾类中的进化关系一致，说明了其他蛾类的 PR 可能是由高山毛顶蛾的 OR 进化而来。

对于亲缘关系较远的蛾类，它们 PR 基因的进化关系较远（图 1），PR 的功能也存在很大差异（表 2）。但对于一些高度近缘的蛾类，它们的性信息素成分和 PR 基因都非常相似，因此它们必须借助与其近缘种同源的 PR 基因，通过基因表达量差异，基因功能分化等方式来区分同种雌蛾与近缘种雌蛾所释放的性信息素成分。

欧洲玉米螟 *Ostrinia nubilalis*（ECB）包含两个亚种，分别为 *E* 型和 *Z* 型，*Z* 型的性信息素为 *Z*11-14: Ac（*Z*11）和 *E*11-14: Ac（*E*11），主要组分为 *Z*11-14: Ac。而亚洲玉米螟 *Ostrinia furnacalis*（ACB）的性信息素组分为 1∶1 比例的 *Z*12-14: Ac（*Z*12）和 *E*12-14: Ac（*E*12）。尽管它们性信息素组分的结构非常相似，但是它们的雄成虫仅特异地识别同种雌成虫释放的性信息素，这暗示了两个近缘物种识别性信息素的过程存在差异。对其 PR 的功能研究结果表明，亚洲玉米螟的 ACBOR3 特异地识别其性信息素成分 *E*12 和 *Z*12，而欧洲玉米螟 *Z* 型的直系同源基因 ECB（*Z*）OR3 则对同种雌蛾产生的性信息素 *E*11 有强烈反应，对亚洲玉米螟的性信息素 *E*12 和 *Z*12 的反应很弱。通过受体选择压分析，结合单点突变和功能研究，研究人员发现 ECB（*Z*）OR3 的氨基酸序列第 148 位的丙氨酸（A）突变导致了两个受体的功能分化（Leary *et al.*, 2012）。与此类似，近缘物种棉铃虫和烟青虫性信息素组分均为 *Z*11-16: Ald 和 *Z*9-16: Ald，但是两者的比例却完全相反，分别为 97∶3 和 3∶97（Li RT *et al.*, 2017）。两个物种 PR 的表达模式及其体外功能研究结果表明，OR13 和 OR14b 分别作为棉铃虫和烟青虫识别其主要性信息素 *Z*11-16: Ald 和 *Z*9-16: Ald 的受体，它们在两个物种中的表达量也发生了变化（Liu Y *et al.*, 2013; Yang K *et al.*, 2017）。此外，OR14b 在两个物种中的功能也发生了分化，HassOR14b 特异地识别烟青虫的主要性信息素成分 *Z*9-16: Ald，而 HarmOR14b 则主要识别棉铃虫的次要性信息素成分 *Z*9-14: Ald 和 *Z*9-16: Ald。通过定点突变结合功能分析的方法，研究人员发现两个氨基酸位点的突变导致了 OR14b 在两个物种间的功能分化（Yang K *et al.*, 2017）。

这些研究表明，近缘种间直系同源 PR 的氨基酸位点突变导致了 PR 的功能发生了分化，进而引起近缘种对同种性信息素的行为差异。这种通过氨基酸突变而导致其对性信息素结合能力发生改变的 PR，是与其高度特异的性信息素及物种分化是相适应的，也是驱动新物种形成的重要动力。

5　展望

在过去 15 年中，蛾类昆虫 PR 的研究已取得了诸多进展，17 个科 65 种蛾类的 PR 基因得到了鉴定，30 种蛾类的 PR 功能得到研究（表 1 和 2），但仍存在很多问题亟需解决。在今后的 PR 研究中，以下方面的研究可以作为研究的重要方向：

（1）目前 PR 的功能研究主要集中在夜蛾科昆虫中，对其他科昆虫特别是非 I 型性信息素蛾类的 PR 功能研究较少，严重限制我们对 PR 基因进化的

理解,在今后研究中可鉴定更多非 I 型性信息素蛾类的 PR 及其功能,增加对 PR 基因进化的认识。

(2)缺乏对于一些具有特殊表达模式的 PR 基因的功能认知,如在雌蛾触角中高表达,在成虫其他组织或幼虫、蛹中也有表达的 PR,它们可能具有一些与其表达量相对应的特殊功能,通过对这些特殊 PR 的功能进行解析拓宽对 PR 功能的认识。

(3)蛾类的 PR 新分支均是 2017 年之后才开始报道,目前研究人员对这类基因的关注度较低,功能研究则更少。以后在对蛾类昆虫 PR 基因鉴定和功能研究时,也需要更多关注新 PR 分支的 PR 基因,特别是未鉴定到传统 PR 分支 PR 的蛾类,这些研究必将进一步促进揭示 PR 进化与蛾类进化的关系。

(4)PR 基因在蛾类昆虫的性信息素识别过程中发挥核心作用,但是其他嗅觉相关蛋白,包括 PBP, IR 以及 SNMP 等同样发挥重要作用。目前对这些嗅觉蛋白单独的功能研究报道较多,但是对它们如何协同发挥作用的研究非常缺乏,这也限制了我们对蛾类昆虫性信息素识别分子机制的认知。今后可对 PR 与其他嗅觉相关蛋白,特别是 PR 与 PBP 和 SNMP1 的互作关系进行研究,加强对 PR 作用机制的理解。

(5)昆虫的 PR 属于 OR 亚家族,目前 OR 的三级结构的研究仅限于对 Orco 的结构研究,但是对 PR 与 Orco 形成异聚复合体的结构研究仍是空白,极大地限制了我们通过蛋白结构对 PR 配体结合的关键氨基酸位点及 PR 功能的预测。因此,尝试解析 PR 和 Orco 形成复合体的结构,有助于理解 PR 结构和功能的关系,以及 PR 功能分化和物种进化的关系。

(6)尽管目前很多蛾类 PR 的功能得到了鉴定,但是基于 PR 功能指导开发蛾类害虫绿色防控技术的报道却很少。在今后的研究中,通过已鉴定 PR 的功能设计更加高效的蛾类害虫绿色防控措施将是本领域研究的热点。首先,由于很多蛾类昆虫的性信息素成分并不稳定,在田间应用时严重影响使用效果和防控时间。因此,可以从 PR 的功能入手,筛选能激活相同 PR 且结构更加稳定的配体,从而增加行为调控剂的作用时长,保证作用效果。另外,PR 对配体的识别具有一定的灵敏度,我们可以使用 PR 高敏感的配体替换低敏感的配体,在保证不影响防控效果的同时降低生产成本。当然,也可以通过种植转基因植物,释放转基因目标昆虫等方法对害虫的目标 PR 进行干扰或敲除,影响蛾类害虫的交配和种群繁衍,达到防控目的。

参考文献(References)

Allen JE, Wanner KW, 2011. Asian corn borer pheromone binding protein 3, a candidate for evolving specificity to the 12-tetradecenyl acetate sex pheromone. *Insect Biochem. Mol. Biol.*, 41(3): 141–149.

Ando T, Inomata SI, Yamamoto M, 2004. Lepidopteran sex pheromones. *Top. Curr. Chem.*, 239: 51–96.

Baker TC, 2008. Balanced olfactory antagonism as a concept for understanding evolutionary shifts in moth sex pheromone blends. *J. Chem. Ecol.*, 34(7): 971–981.

Bastin-Héline L, de Fouchier A, Cao S, Koutroumpa F, Caballero-Vidal G, Robakiewicz S, Monsempes C, François M, Ribeyre T, Maria A, Chertemps T, de Cian A, Walker WB, Wang GR, Jacquin-Joly E, Montagné N, 2019. A novel lineage of candidate pheromone receptors for sex communication in moths. *eLife*, 8: e49826.

Bengtsson JM, Gonzalez F, Cattaneo AM, Montagné N, Walker WB, Bengtsson M, Anfora G, Ignell R, Jacquin-Joly E, Witzgall P, 2014. A predicted sex pheromone receptor of codling moth *Cydia pomonella* detects the plant volatile pear ester. *Front. Ecol. Evol.*, 2: 33.

Bengtsson JM, Trona F, Montagné N, Anfora G, Ignell R, Witzgall P, Jacquin-Joly E, 2012. Putative chemosensory receptors of the codling moth, *Cydia pomonella*, identified by antennal transcriptome analysis. *PLoS ONE*, 7(2): e31620.

Benton R, Sachse S, Michnick SW, Vosshall LB, 2006. Atypical membrane topology and heteromeric function of *Drosophila* odorant receptors in vivo. *PLoS Biol.*, 4(2): e20.

Bierl BA, Beroza M, Collier CW, 1970. Potent sex attractant of the gypsy moth: its isolation, identification, and synthesis. *Science*, 170(3953): 87–89.

Blankenburg S, Cassau S, Krieger J, 2019. The expression patterns of SNMP1 and SNMP2 underline distinct functions of two CD36-related proteins in the olfactory system of the tobacco budworm *Heliothis virescens*. *Cell Tissue Res.*, 378: 485–497.

Buck L, Axel R, 1991. A novel multigene family may encode odorant receptors: a molecular basis for odor recognition. *Cell*, 65(1): 175–187.

Butenandt A, Beckmann R, Stamm D, Hecker E, 1959. Über den Sexual-lockstoff des Seidenspinners *Bombyx mori*. Reindarstellung und Konstitution. *Z. Naturforsch.*, 14b: 283–284.

Byer JA, 2006. Pheromone component patterns of moth evolution revealed by computer analysis of the *Pherolist*. *J. Anim. Ecol.*, 75(2): 399–407.

Cao DP, Liu Y, Wei JJ, Liao XY, Walker WB, Li JH, Wang GR, 2014. Identification of candidate olfactory genes in *Chilo suppressalis* by antennal transcriptome analysis. *Int. J. Biol. Sci.*, 10(8): 846–860.

Carey AF, Wang GR, Su C-Y, Zwiebel LJ, Carlson JR, 2010. Odorant reception in the malaria mosquito *Anopheles gambiae*. *Nature*, 464(7285): 66–71.

Cattaneo AM, Gonzalez F, Bengtsson JM, Corey EA, Jacquin-Joly E, Montagné N, Salvagnin U, Walker WB, Witzgall P, Anfora G, Bobkov YV, 2017. Candidate pheromone receptors of codling moth *Cydia pomonella* respond to pheromones and kairomones. *Sci. Rep.*, 7: 41105.

Chang HT, Guo MB, Wang B, Liu Y, Dong SL, Wang GR, 2016. Sensillar expression and responses of olfactory receptors reveal different peripheral coding in two *Helicoverpa* species using the same pheromone components. *Sci. Rep.*, 6: 18742.

Chang HT, Liu Y, Ai D, Jiang XC, Dong SL, Wang GR, 2017. A pheromone antagonist regulates optimal mating time in the moth *Helicoverpa armigera*. *Curr. Biol.*, 27(11): 1610–1615.

Chang HT, Liu Y, Yang T, Pelosi P, Dong SL, Wang GR, 2015. Pheromone binding proteins enhance the sensitivity of olfactory receptors to sex pheromones in *Chilo suppressalis*. *Sci. Rep.*, 5: 13093.

Cheng J, Wang CY, Lyu ZH, Chen JX, Tang LP, Lin T, 2019. Candidate olfactory genes identified in *Heortia vitessoides* (Lepidoptera: Crambidae) by antennal transcriptome analysis. *Comp. Biochem. Physiol. Part D Genomics Proteomics*, 29: 117–130.

Choo Y, Pelletier J, Atungulu E, Leal WS, 2013. Identification and characterization of an antennae-specific aldehyde oxidase from the navel orangeworm. *PLoS ONE*, 8(6): e67794.

Clyne PJ, Warr CG, Freeman MR, Lessing D, Kim J, Carlson JR, 1999. A novel family of divergent seven-transmembrane proteins: candidate odorant receptors in *Drosophila*. *Neuron*, 22(2): 327–338.

Corcoran JA, 2011. Identification and Analysis of Olfactory Receptors from The Light Brown Apple Moth, *Epiphyas postvittana*. PhD Dissertation, School of Biological Sciences, University of Auckland, Auckland, New Zealand.

Corcoran JA, Jordan MD, Thrimawithana AH, Crowhurst RN, Newcomb RD, 2015. The peripheral olfactory repertoire of the lightbrown apple moth, *Epiphyas postvittana*. *PLoS ONE*, 10(5): e0128596.

de Fouchier A, Sun X, Monsempes C, Mirabeau O, Jacquin-Joly E, Montagné N, 2015. Evolution of two receptors detecting the same pheromone compound in crop pest moths of the genus *Spodoptera*. *Front. Ecol. Evol.*, 3: 95.

de Fouchier A, Walker WB, Montagné N, Steiner C, Binyameen M, Schlyter F, Chertemps T, Maria A, François M, Monsempes C, Anderson P, Hansson BS, Larsson MC, Jacquin-Joly E, 2017. Functional evolution of Lepidoptera olfactory receptors revealed by deorphanization of a moth repertoire. *Nat. Commun.*, 8: 15709.

Dong JF, Song YQ, Li WL, Shi J, Wang ZY, 2016. Identification of putative chemosensory receptor genes from the *Athetis dissimilis* antennal transcriptome. *PLoS ONE*, 11(1): e0147768.

Du LX, Liu Y, Zhang J, Gao XW, Wang B, Wang GR, 2018a. Identification and characterization of chemosensory genes in the antennal transcriptome of *Spodoptera exigua*. *Comp. Biochem. Physiol. Part D Genomics Proteomics*, 27: 54–65.

Du LX, Zhao XC, Liang XZ, Gao XW, Liu Y, Wang GR, 2018b. Identification of candidate chemosensory genes in *Mythimna separata* by transcriptomic analysis. *BMC Genomics*, 19(1): 518.

Durand N, Carot-Sans G, Bozzolan F, Rosell G, Siaussat D, Debernard S, Chertemps T, Maïbèche-Coisne M, 2011. Degradation of pheromone and plant volatile components by a same odorant-degrading enzyme in the cotton leafworm, *Spodoptera littoralis*. *PLoS ONE*, 6(12): e29147.

Feng B, Guo QS, Zheng KD, Qin YX, Du YJ, 2017. Antennal transcriptome analysis of the piercing moth *Oraesia emarginata* (Lepidoptera: Noctuidae). *PLoS ONE*, 12(6): e0179433.

Feng B, Lin XD, Zheng KD, Qia K, Chang YC, Du YJ, 2015. Transcriptome and expression profiling analysis link patterns of gene expression to antennal responses in *Spodoptera litura*. *BMC Genomics*, 16(1): 269.

Fleischer J, Krieger J, 2018. Insect pheromone receptors – Key elements in sensing intraspecific chemical signals. *Front. Cell. Neurosci.*, 12: 425.

Forstner M, Breer H, Krieger J, 2009. A receptor and binding protein interplay in the detection of a distinct pheromone component in the silkmoth *Antheraea polyphemus*. *Int. J. Biol. Sci.*, 5(7): 745–757.

Föstedt CL, Wahlberg N, Millar JG, 2016. Evolutionary patterns of pheromone diversity in Lepidoptera. In: Allison JD, Cardé RT eds. Pheromone Communication in Moths: Evolution, Behavior, and Application. University of California Press, Berkeley. 43–78.

Fu Y, Yang YJ, Zhang H, Farley G, Wang JL, Quarles KA, Weng ZP, Zamore PD, 2018. The genome of the Hi5 germ cell line from *Trichoplusia ni*, an agricultural pest and novel model for small RNA biology. *eLife*, 7: e31628.

Gao Q, Chess A, 1999. Identification of candidate *Drosophila* olfactory receptors from genomic DNA sequence. *Genomics*, 60(1): 31–39.

Garczynsk SF, Martin JA, Griset M, Willett LS, Cooper WR, Swisher KD, Unruh TR, 2017. CRISPR/Cas9 editing of the codling moth (Lepidoptera: Tortricidae) CpomOR1 gene affects egg production and viability. *J. Econ. Entomol.*, 110(4): 1847–1855.

Ge X, Zhang TT, Wang ZY, He KL, Bai SX, 2016. Identification of putative chemosensory receptor genes from yellow peach moth *Conogethes punctiferalis* (Guenée) antennae transcriptome. *Sci. Rep.*, 6: 32636.

Glaser N, Gallot A, Legeai F, Montagné N, Poivet E, Harry M, Calatayud PA, Jacquin-Joly E, 2013. Candidate chemosensory genes in the stemborer *Sesamia nonagrioides*. *Int. J. Biol. Sci.*, 9(5): 481–495.

Gonzalez F, Witzgall P, Walker WB, 2017. Antennal transcriptomes of three tortricid moths reveal putative conserved chemosensory receptors for social and habitat olfactory cues. *Sci. Rep.*, 7: 41829.

Gouin A, Bretaudeau A, Nam K, Gimenez S, Aury J, Duvic B, Hilliou F, Durand N, Montagné N, Darboux I, Kuwar S, Chertemps T, Siaussat D, Bretschneider A, Moné Y, Ahn S, Hänniger S, Grenet A, Neunemann D, Maumus F, Luyten I, Labadie K, Xu W, Koutroumpa F, Escoubas J, Llopis A, Maïbèche-Coisne M, Salasc F, Tomar A, Anderson AR, Khan SA, Dumas P, Orsucci M, Guy J, Belser C, Alberti A, Noel B, Couloux A, Mercier J, Nidelet S, Dubois E, Liu NY, Boulogne I, Mirabeau O, Le Goff G, Gordon

K, Oakeshott J, Consoli FL, Volkoff A, Fescemyer HW, Marden JH, Luthe DS, Herrero S, Heckel DG, Wincker P, Kergoat GJ, Amselem J, Quesneville H, Groot AT, Jacquin-Joly E, Nègre N, Lemaitre C, Legeai F, d'Alençon E, Fournier P, 2017. Two genomes of highly polyphagous lepidopteran pests (*Spodoptera frugiperda*, Noctuidae) with different host-plant ranges. *Sci. Rep.*, 7(1): 11816.

Grant GG, Millar JG, Trudel R, 2012. Pheromone identification of *Dioryctria abietivorella* (Lepidoptera: Pyralidae) from an eastern North American population: geographic variation in pheromone response. *Can. Entomol.*, 141(2): 129–135.

Groot AT, Dekker T, Heckel DG, 2016. The genetic basis of pheromone evolution in moths. *Annu. Rev. Entomol.*, 61: 99–117.

Groot AT, Horovitz JL, Hamilton J, Santangelo RG, Schal C, Gould F, 2006. Experimental evidence for interspecific directional selection on moth pheromone communication. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 103(15): 5858–5863.

Große-Wilde E, Gohl T, Bouché E, Breer H, Krieger J, 2007. Candidate pheromone receptors provide the basis for the response of distinct antennal neurons to pheromonal compounds. *Eur. J. Neurosci.*, 25(8): 2364–2373.

Große-Wilde E, Kuebler LS, Bucks S, Vogel H, Wicher D, Hansson BS, 2011. Antennal transcriptome of *Manduca sexta*. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 108(18): 7449–7454.

Große-Wilde E, Stieber R, Forstner M, Krieger J, Wicher D, Hansson BS, 2010. Sex-specific odorant receptors of the tobacco hornworm *Manduca sexta*. *Front. Cell. Neurosci.*, 4: 22.

Große-Wilde E, Svatoš A, Krieger J, 2006. A pheromone-binding protein mediates the bombykol-induced activation of a pheromone receptor *in vitro*. *Chem. Senses*, 31(6): 547–555.

Gu SH, Sun L, Yang RN, Wu KM, Guo YY, Li XC, Zhou JJ, Zhang YJ, 2014. Molecular characterization and differential expression of olfactory genes in the antennae of the black cutworm moth *Agrotis ipsilon*. *PLoS ONE*, 9(8): e103420.

Gu TZ, Huang KR, Tian S, Sun YH, Li H, Chen C, Hao DJ, 2019. Antennal transcriptome analysis and expression profiles of odorant binding proteins in *Clostera restitura*. *Comp. Biochem. Physiol. Part D Genomics Proteomics*, 29: 211–220.

Hamada S, Tabuchi M, Toyota T, Sakurai T, Hosoi T, Nomoto T, Nakatani K, Fujinami M, Kanzaki R, 2014. Giant vesicles functionally expressing membrane receptors for an insect pheromone. *Chem. Commun.*, 50(22): 2958–2961.

He Z, Luo YC, Shang XY, Sun JS, Carlson JR, 2019. Chemosensory sensilla of the *Drosophila* wing express a candidate ionotropic pheromone receptor. *PLoS Biol.*, 17(5): e2006619.

Holdcraft R, Rodriguez-Saona C, Stelinski LL, 2016. Pheromone autodetection: evidence and implications. *Insects*, 7(2): 17.

Hou XQ, Zhang DD, Yuvaraj JK, Corcoran JA, Andersson MN, Löfstedt C, 2019. Functional characterization of odorant receptors from the moth *Eriocrania semipurpurella*: a comparison of results in the *Xenopus* oocyte and HEK cell systems. *Insect Biochem. Mol. Biol.*, 117: 103289.

Howlett N, Dauber KL, Shukla A, Morton B, Glendinning JI, Brent E, Gleason C, Islam F, Izquierdo D, Sanghavi S, Afroz A, Aslam A, Barbaro M, Blutstein R, Borovka M, Desire B, Elikhis A, Fan Q, Hoffman K, Huang A, Keefe D, Lopatin S, Miller S, Patel P, Rizzini D, Robinson A, Rokins K, Turlik A, Mansfield JH, 2012. Identification of chemosensory receptor genes in *Manduca sexta* and knockdown by RNA interference. *BMC Genomics*, 13: 211.

Hu P, Tao J, Cui MM, Gao CL, Lu PF, Luo YQ, 2016. Antennal transcriptome analysis and expression profiles of odorant binding proteins in *Eogystia hippophaecolus* (Lepidoptera: Cossidae). *BMC Genomics*, 17: 651.

Ishida Y, Leal WS, 2005. Rapid inactivation of a moth pheromone. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 102(39): 14075–14079.

Jacquin-Joly E, Legeai F, Montagné N, Monsempes C, Francoçis MC, Poulain J, Gavory F, Walker WB, Hansson BS, Larsson MC, 2012. Candidate chemosensory genes in female antennae of the noctuid moth *Spodoptera littoralis*. *Int. J. Biol. Sci.*, 8(7): 1036–1050.

Jia XJ, Zhang XF, Liu HM, Wang RY, Zhang T, 2018. Identification of chemosensory genes from the antennal transcriptome of Indian meal moth *Plodia interpunctella*. *PLoS ONE*, 13(1): e0189889.

Jiang NJ, Tang R, Wu H, Xu M, Ning C, Huang LQ, Wang CZ, 2019. Dissecting sex pheromone communication of *Mythimna separata* (Walker) in North China from receptor molecules and antennal lobes to behavior. *Insect Biochem. Mol. Biol.*, 111: 103176.

Jiang XJ, Guo H, Di C, Yu SL, Zhu LG, Huang LQ, Wang CZ, 2014. Sequence similarity and functional comparisons of pheromone receptor orthologs in two closely related *Helicoverpa* species. *Insect Biochem. Mol. Biol.*, 48: 63–74.

Jin R, Liu NY, Liu Y, Dong SL, 2015. A larval specific OBP able to bind the major female sex pheromone component in *Spodoptera exigua* (Hübner). *J. Integr. Agr.*, 14(7): 1356–1366.

Jones WD, Nguyen TT, Kloss B, Lee KJ, Vosshall LB, 2005. Functional conservation of an insect odorant receptor gene across 250 million years of evolution. *Curr. Biol.*, 15(4): R119–R121.

Jordan MD, Anderson A, Begum D, Carraher C, Authier A, Marshall SDG, Kiely A, Gatehouse LN, Greenwood DR, Christie DL, Kralicek AV, Trowell SC, Newcomb RD, 2009. Odorant receptors from the light brown apple moth (*Epiphyas postvittana*) recognize important volatile compounds produced by plants. *Chem. Senses*, 34(5): 383–394.

Karlson P, Butenandt A, 1959. Pheromones (ectohormones) in insects. *Annu. Rev. Entomol.*, 4: 39–58.

Karlson P, Lüscher M, 1959. "Pheromones": a new term for a class of biologically active substances. *Nature*, 183: 55–56.

Katoh K, Standley DM, 2013. MAFFT multiple sequence alignment software version 7: improvements in performance and usability. *Mol. Biol. Evol.*, 30(4): 772–780.

Köblös G, François MC, Monsempes C, Montagné N, Fónagy A, Jacquin-Joly E, 2018. Molecular characterization of MbraOR16, a candidate sex pheromone receptor in *Mamestra brassicae* (Lepidoptera: Noctuidae). *J. Insect Sci.*, 18(5): 5.

Koenig C, Hirsh A, Bucks S, Klinner C, Vogel H, Shukla A, Mansfield JH, Morton B, Hansson BS, Große-Wilde E, 2015. A reference

gene set for chemosensory receptor genes of *Manduca sexta*. *Insect Biochem. Mol. Biol.*, 66: 51 - 63.

Koh T, He Z, Gorur-Shandilya S, Menuz K, Larter NK, Stewart S, Carlson JR, 2014. The *Drosophila* IR20a clade of ionotropic receptors are candidate taste and pheromone receptors. *Neuron*, 83(4): 850 - 865.

Kozlov MV, Zhu J, Philipp P, Francke W, Zvereva EL, Hansson BS, Löfstedt C, 1996. Pheromone specificity in *Eriocrania semipurpurella* (Stephens) and *E. sangii* (Wood) (Lepidoptera: Eriocraniidae) based on chirality of semiochemicals. *J. Chem. Ecol.*, 22(3): 431 - 454.

Krieger J, Gondesen I, Forstner M, Gohl T, Dewer Y, Breer H, 2009. HR11 and HR13 receptor-expressing neurons are housed together in pheromone-responsive sensilla trichodea of male *Heliothis virescens*. *Chem. Senses*, 34(6): 469 - 477.

Krieger J, Große-Wilde E, Gohl T, Breer H, 2005. Candidate pheromone receptors of the silkmoth *Bombyx mori*. *Eur. J. Neurosci.*, 21(8): 2167 - 2176.

Krieger J, Große-Wilde E, Gohl T, Dewer Y, Raming K, Breer H, 2004. Genes encoding candidate pheromone receptors in a moth (*Heliothis virescens*). *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 101(32): 11845 - 11850.

Krieger J, Raming K, Dewer Y, Bette S, Conzelmann S, Breer H, 2002. A divergent gene family encoding candidate olfactory receptors of the moth *Heliothis virescens*. *Eur. J. Neurosci.*, 16(4): 619 - 628.

Kurtovic A, Widmer A, Dickson BJ, 2007. A single class of olfactory neurons mediates behavioural responses to a *Drosophila* sex pheromone. *Nature*, 446(7135): 542 - 546.

Larsson MC, Domingos AI, Jones WD, Chiappe ME, Amrein H, Vosshall LB, 2004. Or83b encodes a broadly expressed odorant receptor essential for *Drosophila* olfaction. *Neuron*, 43(5): 703 - 714.

Leary GP, Allen JE, Bunger PL, Luginbill JB, Linn CE, Macallister IE, Kavanaugh MP, Wanner KW, 2012. Single mutation to a sex pheromone receptor provides adaptive specificity between closely related moth species. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 109(35): 14081 - 14086.

Legeai F, Malpel S, Montagné N, Monsempes C, Cousserans F, Merlin C, François MC, Maïbèche-Coisné M, Gavory F, Poulain J, Jacquin-Joly E, 2011. An expressed sequence tag collection from the male antennae of the noctuid moth *Spodoptera littoralis*: a resource for olfactory and pheromone detection research. *BMC Genomics*, 12: 86.

Li GW, Du J, Li YP, Wu JX, 2015. Identification of putative olfactory genes from the oriental fruit moth *Grapholita molesta* via an antennal transcriptome analysis. *PLoS ONE*, 10(11): e0142193.

Li RT, Ning C, Huang LQ, Dong JF, Li XC, Wang CZ, 2017. Expressional divergences of two desaturase genes determine the opposite ratios of two sex pheromone components in *Helicoverpa armigera* and *Helicoverpa assulta*. *Insect Biochem. Mol. Biol.*, 90: 90 - 100.

Li ZJ, Luo ZX, Cai XM, Bian L, Xin ZJ, Liu Y, Chu B, Chen ZM, 2017. Chemosensory gene families in *Ectropis grisescens* and candidates for detection of type-II sex pheromones. *Front. Physiol.*, 8: 953.

Li ZQ, Cai XM, Luo ZX, Bian L, Xin ZJ, Chu B, Liu Y, Chen ZM, 2018. Comparison of olfactory genes in two *Ectropis* species: emphasis on candidates involved in the detection of type-II sex pheromones. *Front. Physiol.*, 9: 1602.

Lin XD, Zhang QH, Wu ZN, Du YJ, 2015. Identification and differential expression of a candidate sex pheromone receptor in natural populations of *Spodoptera litura*. *PLoS ONE*, 10(6): e0131407.

Liu CC, Liu Y, Walker WB, Dong SL, Wang GR, 2013. Identification and functional characterization of sex pheromone receptors in beet armyworm *Spodoptera exigua* (Hübner). *Insect Biochem. Mol. Biol.*, 43(8): 747 - 754.

Liu NY, Xu W, Papanicolaou A, Dong SL, Anderson A, 2014. Identification and characterization of three chemosensory receptor families in the cotton bollworm *Helicoverpa armigera*. *BMC Genomics*, 15(1): 597.

Liu W, Jiang XC, Cao S, Yang B, Wang GR, 2018. Functional studies of sex pheromone receptors in Asian corn borer *Ostrinia furnacalis*. *Front. Physiol.*, 9: 591.

Liu XL, Sun SJ, Khuhro SA, Elzaki MEA, Yan Q, Dong SL, 2019. Functional characterization of pheromone receptors in the moth *Athetis dissimilis* (Lepidoptera: Noctuidae). *Pestic. Biochem. Physiol.*, 158: 69 - 76.

Liu Y, Gu SH, Zhang YJ, Guo YY, Wang GR, 2012. Candidate olfaction genes identified within the *Helicoverpa armigera* antennal transcriptome. *PLoS ONE*, 7(10): e48260.

Liu Y, Liu CC, Lin KJ, Wang GR, 2013. Functional specificity of sex pheromone receptors in the cotton bollworm *Helicoverpa armigera*. *PLoS ONE*, 8(4): e62094.

Liu YP, Liu Y, Jiang XC, Wang GR, 2018. Cloning and functional characterization of three new pheromone receptors from the diamondback moth, *Plutella xylostella*. *J. Insect Physiol.*, 107: 14 - 22.

Lundin C, Käll L, Kreher SA, Kapp K, Sonnhammer EL, Carlson JR, von Heijne G, Nilsson I, 2007. Membrane topology of the *Drosophila* OR83b odorant receptor. *FEBS Lett.*, 581(29): 5601 - 5604.

McCormick ALC, Große-Wilde E, Wheeler D, Mescher MC, Hansson BS, De Moraes C, 2017. Comparing the expression of olfaction-related genes in gypsy moth (*Lymantria dispar*) adult females and larvae from one flightless and two flight-capable populations. *Front. Ecol. Evol.*, 5: 115.

Millar JG, 2000. Polyene hydrocarbons and epoxides: a second major class of lepidopteran sex attractant pheromones. *Annu. Rev. Entomol.*, 45: 575 - 604.

Ming QL, Yan YH, Wang CZ, 2007. Mechanisms of premating isolation between *Helicoverpa armigera* (Hübner) and *Helicoverpa assulta* (Guenée) (Lepidoptera: Noctuidae). *J. Insect Physiol.*, 53(2): 170 - 178.

Mitsuno H, Sakurai T, Murai M, Yasuda T, Kugimiya S, Ozawa R,

Toyohara H, Takabayashi J, Miyoshi H, Nishioka T, 2008. Identification of receptors of main sex-pheromone components of three lepidopteran species. *Eur. J. Neurosci.*, 28(5): 893 – 902.

Miura N, Nakagawa T, Tatsuki S, Touhara K, Ishikawa Y, 2009. A male-specific odorant receptor conserved through the evolution of sex pheromones in *Ostrinia* moth species. *Int. J. Biol. Sci.*, 5(4): 319 – 330.

Miura N, Nakagawa T, Touhara K, Ishikawa Y, 2010. Broadly and narrowly tuned odorant receptors are involved in female sex pheromone reception in *Ostrinia* moths. *Insect Biochem. Mol. Biol.*, 40(1): 64 – 73.

Montagné N, Chertemps T, Brigaud I, François A, François MC, de Fouchier A, Lucas P, Larsson MC, Jacquin-Joly E, 2012. Functional characterization of a sex pheromone receptor in the pest moth *Spodoptera littoralis* by heterologous expression in *Drosophila*. *Eur. J. Neurosci.*, 36(5): 2588 – 2596.

Nakagawa T, Sakurai T, Nishioka T, Touhara K, 2005. Insect sex-pheromone signals mediated by specific combinations of olfactory receptors. *Science*, 307(5715): 1638 – 1642.

Nakagawa T, Touhara K, 2014. Extracellular modulation of the silkmoth sex pheromone receptor activity by cyclic nucleotides. *PLoS ONE*, 8(6): e63774.

Neuhaus EM, Gisselmann G, Zhang W, Dooley R, Störtkuhl K, Hatt H, 2005. Odorant receptor heterodimerization in the olfactory system of *Drosophila melanogaster*. *Nat. Neurosci.*, 8(1): 15 – 17.

Patch HM, Velarde RA, Walden KKO, Robertson HM, 2009. A candidate pheromone receptor and two odorant receptors of the hawkmoth *Manduca sexta*. *Chem. Senses*, 34(4): 305 – 316.

Poivet E, Gallot A, Montagné N, Glaser N, Legeai F, Jacquin-Joly E, 2013. A comparison of the olfactory gene repertoires of adults and larvae in the noctuid moth *Spodoptera littoralis*. *PLoS ONE*, 8(4): e60263.

Poivet E, Rharrabe K, Monsempes C, Glaser N, Rochat D, Renou M, Marion-Poll F, Jacquin-Joly E, 2012. The use of the sex pheromone as an evolutionary solution to food source selection in caterpillars. *Nat. Commun.*, 3: 1047.

Pregitzer P, Greschista M, Breer H, Krieger J, 2014. The sensory neurone membrane protein SNMP1 contributes to the sensitivity of a pheromone detection system. *Insect Mol. Biol.*, 23(6): 733 – 742.

Roelofs WL, Cardé RT, 1977. Responses of lepidoptera to synthetic sex pheromone chemicals and their analogues. *Annu. Rev. Entomol.*, 22: 377 – 405.

Roelofs WL, Hill AS, Linn CE, Meinwald J, Jain SC, Herbert HJ, Smith RF, 1982. Sex pheromone of the winter moth, a geometrid with unusually low temperature precopulatory responses. *Science*, 217(4560): 657 – 659.

Rojas V, Jiménez H, Palma-Millanao R, González-González A, Machuca J, Godoy R, Ceballos R, Mutis A, Venthur H, 2018. Analysis of the grapevine moth *Lobesia botrana* antennal transcriptome and expression of odorant-binding and chemosensory proteins. *Comp. Biochem. Physiol. Part D Genomics Proteomics*, 27: 1 – 12.

Rybczynski R, Reagan J, Lerner MR, 1989. A pheromone-degrading aldehyde oxidase in the antennae of the moth *Manduca sexta*. *J. Neurosci.*, 9(4): 1341 – 1353.

Sakurai T, Mitsuno H, Haupt SS, Uchino K, Yokohari F, Nishioka T, Kobayashi I, Sezutsu H, Tamura T, Kanzaki R, 2011. A single sex pheromone receptor determines chemical response specificity of sexual behavior in the silkmoth *Bombyx mori*. *PLoS Genet.*, 7(6): e1002115.

Sakurai T, Mitsuno H, Mikami A, Uchino K, Tabuchi M, Zhang F, Sezutsu H, Kanzaki R, 2015. Targeted disruption of a single sex pheromone receptor gene completely abolishes *in vivo* pheromone response in the silkmoth. *Sci. Rep.*, 5: 11001.

Sakurai T, Nakagawa T, Mitsuno H, Mori H, Endo Y, Tanoue S, Yasukochi Y, Touhara K, Nishioka T, 2004. Identification and functional characterization of a sex pheromone receptor in the silkmoth *Bombyx mori*. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 101(47): 16653 – 16658.

Sato K, Pellegrino M, Nakagawa T, Nakagawa T, Vosshall LB, Touhara K, 2008. Insect olfactory receptors are heteromeric ligand-gated ion channels. *Nature*, 452(7190): 1002 – 1006.

Smadja CM, Butlin RK, 2009. On the scent of speciation: the chemosensory system and its role in premating isolation. *Heredity*, 102(1): 77 – 97.

Stamatakis A, 2014. RAxML version 8: a tool for phylogenetic analysis and post-analysis of large phylogenies. *Bioinformatics*, 30(9): 1312 – 1313.

Steinwender B, Thrimawithana AH, Crowhurst R, Newcomb RD, 2016. Odorant receptors of the New Zealand endemic leafroller moth species *Planotortrix octo* and *P. excessana*. *PLoS ONE*, 11(3): e0152147.

Steinwender B, Thrimawithana AH, Crowhurst RN, Newcomb RD, 2015. Pheromone receptor evolution in the cryptic leafroller species, *Ctenopseustis obliquana* and *C. herana*. *J. Mol. Evol.*, 80(1): 42 – 56.

Su CY, Menuz K, Reisert J, Carlson JR, 2012. Non-synaptic inhibition between grouped neurons in an olfactory circuit. *Nature*, 492(7427): 66 – 71.

Sun MJ, Liu Y, Walker WB, Liu CC, Lin KJ, Gu SH, Zhang YJ, Zhou JJ, Wang GR, 2013. Identification and characterization of pheromone receptors and interplay between receptors and pheromone binding proteins in the diamondback moth, *Plutella xyllostella*. *PLoS ONE*, 8(4): e62098.

Syed Z, Ishida Y, Taylor K, Kimbrell DA, Leal WS, 2006. Pheromone reception in fruit flies expressing a moth's odorant receptor. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 103(44): 16538 – 16543.

Syed Z, Kopp A, Kimbrell DA, Leal WS, 2010. Bombykol receptors in the silkworm moth and the fruit fly. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 107(20): 9436 – 9439.

Tanaka K, Uda Y, Ono Y, Nakagawa T, Suwa M, Yamaoka R, Touhara K, 2009. Highly selective tuning of a silkworm olfactory receptor to a key mulberry leaf volatile. *Curr. Biol.*, 19(11): 881 – 890.

Terenius O, Papanicolaou A, Garbutt JS, Eleftherianos I, Huvenne H, Kanginakudru S, Albrechtsen M, An CJ, Aymeric J, Barthel A, Bebas P, Bitram K, Bravo A, Chevalier F, Collinge DP, Crava CM, de Maagd RA, Duvic B, Erlandson M, Faye I, Felföldi G,

Fujiwara H, Futahashi R, Gandhe AS, Gatehouse HS, Gatehouse LN, Giebultowicz JM, Gómez I, Grimmelikhuijzen CJP, Groot AT, Hauser F, Heckel DG, Hegedus DD, Hrycaj S, Huang L, Hull JJ, Iatrou K, Iga M, Kanost MR, Kotwica J, Li CY, Li JH, Liu JS, Lundmark M, Matsumoto S, Meyering-Vos M, Millichap PJ, Monteiro A, Mrinal N, Niimi T, Nowara D, Ohnishi A, Oostra V, Ozaki K, Papakonstantinou M, Popadic A, Rajam MV, Saenko S, Simpson RM, Soberón M, Strand MR, Tomita S, Toprak U, Wang P, Wee CW, Whyard S, Zhang WQ, Nagaraju J, Ffrench-Constant RH, Herrero S, Gordon K, Swevers L, Smagghe G, 2011. RNA interference in Lepidoptera: an overview of successful and unsuccessful studies and implications for experimental design. *J. Insect Physiol.*, 57(2): 231-245.

The International Silkworm Genome Consortium, 2008. The genome of a lepidopteran model insect, the silkworm *Bombyx mori*. *Insect Biochem. Mol. Biol.*, 38(12): 1036-1045.

Tian ZQ, Sun LN, Li YY, Quan LF, Zhang HJ, Yan WT, Yue Q, Qiu GS, 2018. Antennal transcriptome analysis of the chemosensory gene families in *Carposina sasakii* (Lepidoptera: Carposinidae). *BMC Genomics*, 19(1): 544.

Vásquez GM, Fischer P, Grozinger CM, Gould F, 2011. Differential expression of odorant receptor genes involved in the sexual isolation of two *Heliothis* moths. *Insect Mol. Biol.*, 20(1): 115-124.

Vásquez GM, Syed Z, Estes PA, Leal WS, Gould F, 2013. Specificity of the receptor for the major sex pheromone component in *Heliothis virescens*. *J. Insect Sci.*, 13(1): 160.

Vogel H, Heidel AJ, Heckel DG, Groot AT, 2010. Transcriptome analysis of the sex pheromone gland of the noctuid moth *Heliothis virescens*. *BMC Genomics*, 11: 29.

Vogt RG, Riddiford LM, 1981. Pheromone binding and inactivation by moth antennae. *Nature*, 293(5828): 161-163.

Vosshall LB, Amrein H, Morozov PS, Rzhetsky A, Axel R, 1999. A spatial map of olfactory receptor expression in the *Drosophila* antenna. *Cell*, 96(5): 725-736.

Walker WB Ⅲ, Gonzalez F, Garczynski SF, Witzgall P, 2016. The chemosensory receptors of codling moth *Cydia pomonella* - Expression in larvae and adults. *Sci. Rep.*, 6: 23518.

Walker WB Ⅲ, Roy A, Anderson P, Schlyter F, Hansson BS, Larsson MC, 2019. Transcriptome analysis of gene families involved in chemosensory function in *Spodoptera littoralis* (Lepidoptera: Noctuidae). *BMC Genomics*, 20(1): 428.

Wan FH, Yin CL, Tang R, Chen MH, Wu Q, Huang C, Qian WQ, Rota-Stabelli O, Yang NW, Wang SP, Wang GR, Zhang GF, Guo JY, Gu LA, Chen LF, Xing LS, Xi Y, Liu FL, Lin KJ, Guo MB, Liu W, He K, Tian RZ, Jacquin-Joly E, Franck P, Siegwart M, Ometto L, Anfora G, Blaxter M, Meslin C, Nguyen P, Dalíková M, Marec F, Olivares J, Maugin S, Shen J, Liu JD, Guo JM, Luo JP, Liu B, Fan W, Feng LK, Zhao XX, Peng X, Wang K, Liu L, Zhan HX, Liu WX, Shi GL, Jiang CY, Jin JS, Xian XQ, Lu S, Ye ML, Li MZ, Yang ML, Xiong RC, Walters JR, Li F, 2019. A chromosome-level genome assembly of *Cydia pomonella* provides insights into chemical ecology and insecticide resistance. *Nat. Commun.*, 10(1): 4237.

Wang B, Liu Y, He K, Wang GR, 2016. Comparison of research methods for functional characterization of insect olfactory receptors. *Sci. Rep.*, 6: 32806.

Wang B, Liu Y, Wang GR, 2018. Proceeding from *in vivo* functions of pheromone receptors: peripheral-coding perception of pheromones from three closely related species, *Helicoverpa armigera*, *H. assulta*, and *Heliothis virescens*. *Front. Physiol.*, 9: 1188.

Wang GR, Vásquez GM, Schal C, Zwiebel LJ, Gould F, 2011. Functional characterization of pheromone receptors in the tobacco budworm *Heliothis virescens*. *Insect Mol. Biol.*, 20(1): 125-133.

Wanner KW, Anderson AR, Trowell SC, Theilmann DA, Robertson HM, Newcomb R, 2007. Female-biased expression of odourant receptor genes in the adult antennae of the silkworm, *Bombyx mori*. *Insect Mol. Biol.*, 16(1): 107-119.

Wanner KW, Nichols AS, Allen JE, Bunger PL, Garczynski SF, Linn CE, Robertson HM, Luetje CW, 2010. Sex pheromone receptor specificity in the European corn borer moth, *Ostrinia nubilalis*. *PLoS ONE*, 5(1): e8685.

Wei HS, Li KB, Zhang S, Cao YZ, Yin J, 2017. Identification of candidate chemosensory genes by transcriptome analysis in *Loxostege sticticalis* Linnaeus. *PLoS ONE*, 12(4): e0174036.

Wicher D, Morinaga S, Halty-Deleon L, Funk N, Hansson B, Touhara K, Stengl M, 2017. Identification and characterization of the bombykal receptor in the hawkmoth *Manduca sexta*. *J. Exp. Biol.*, 220(Pt 10): 1781-1786.

Wicher D, Schäfer R, Bauernfeind R, Stensmyr MC, Heller R, Heinemann SH, Hansson BS, 2008. *Drosophila* odorant receptors are both ligand-gated and cyclic-nucleotide-activated cation channels. *Nature*, 452(7190): 1007-1011.

Widmayer P, Heifetz Y, Breer H, 2009. Expression of a pheromone receptor in ovipositor sensilla of the female moth (*Heliothis virescens*). *Insect Mol. Biol.*, 18(4): 541-547.

Xu PX, Garczynski SF, Atungulu E, Syed Z, Choo YM, Vidal DM, Zitelli CHL, Leal WS, 2012. Moth sex pheromone receptors and deceitful parapheromones. *PLoS ONE*, 7(7): e41653.

Xu W, Papanicolaou A, Liu NY, Dong SL, Anderson AR, 2014. Chemosensory receptor genes in the Oriental tobacco budworm *Helicoverpa assulta*. *Insect Mol. Biol.*, 24(2): 253-263.

Yang B, Ozaki K, Ishikawa Y, Matsuo T, 2015. Identification of candidate odorant receptors in Asian corn borer *Ostrinia furnacalis*. *PLoS ONE*, 10(3): e0121261.

Yang K, Huang LQ, Ning C, Wang CZ, 2017. Two single-point mutations shift the ligand selectivity of a pheromone receptor between two closely related moth species. *eLife*, 6: e29100.

Yang SY, Cao DP, Wang GR, Liu Y, 2017. Identification of genes involved in chemoreception in *Plutella xyllostella* by antennal transcriptome analysis. *Sci. Rep.*, 7(1): 11941.

Yang YC, Li WB, Tao J, Zong SX, 2019. Antennal transcriptome analyses and olfactory protein identification in an important wood-boring moth pest, *Streltzoviella insularis* (Lepidoptera: Cossidae). *Sci. Rep.*, 9(1): 17951.

Yuvaraj JK, Andersson MN, Corcoran JA, Anderbrant O, Löfstedt C, 2018b. Functional characterization of odorant receptors from

Lampronia capitella suggests a non-ditrysian origin of the lepidopteran pheromone receptor clade. *Insect Biochem. Mol. Biol.*, 100: 39 – 47.

Yuvaraj JK, Andersson MN, Zhang DD, Löfstedt C, 2018a. Antennal transcriptome analysis of the chemosensory gene families from Trichoptera and basal Lepidoptera. *Front. Physiol.*, 9: 01365.

Yuvaraj JK, Corcoran JA, Andersson MN, Newcomb RD, Anderbrant O, Löfstedt C, 2017. Characterization of odorant receptors from a non-ditrysian moth, *Eriocrania semipurpurella* sheds light on the origin of sex pheromone receptors in Lepidoptera. *Mol. Biol. Evol.*, 34(11): 2733 – 2746.

Zars T, Yasukochi Y, Miura N, Nakano R, Sahara K, Ishikawa Y, 2011. Sex-linked pheromone receptor genes of the European corn borer, *Ostrinia nubilalis*, are in tandem arrays. *PLoS ONE*, 6(4): e18843.

Zeng FF, Zhao ZF, Yan MJ, Zhou W, Zhang Z, Zhang AJ, Lu ZX, Wang MQ, 2013. Identification and comparative expression profiles of chemoreception genes revealed from major chemoreception organs of the rice leaf folder, *Cnaphalocrocis medinalis* (Lepidoptera: Pyralidae). *PLoS ONE*, 10(12): e0144267.

Zhang DD, Löfstedt C, 2013. Functional evolution of a multigene family: orthologous and paralogous pheromone receptor genes in the turnip moth, *Agrotis segetum*. *PLoS ONE*, 8(10): e77345.

Zhang DD, Wang HL, Schultze A, Froß H, Francke W, Krieger J, Löfstedt C, 2016. Receptor for detection of a type II sex pheromone in the winter moth *Operophtera brumata*. *Sci. Rep.*, 6: 18576.

Zhang DD, Zhu KY, Wang CZ, 2010. Sequencing and characterization of six cDNAs putatively encoding three pairs of pheromone receptors in two sibling species, *Helicoverpa armigera* and *Helicoverpa assulta*. *J. Insect Physiol.*, 56(6): 586 – 593.

Zhang J, Wang B, Dong SL, Cao DP, Dong JF, Walker WB, Liu Y, Wang GR, 2015a. Antennal transcriptome analysis and comparison of chemosensory gene families in two closely related Noctuidae moths, *Helicoverpa armigera* and *H. assulta*. *PLoS ONE*, 10(2): e0117054.

Zhang J, Yan SW, Liu Y, Jacquin-Joly E, Dong SL, Wang GR, 2015b. Identification and functional characterization of sex pheromone receptors in the common cutworm (*Spodoptera litura*). *Chem. Senses*, 40(1): 7 – 16.

Zhang LW, Kang K, Jiang SC, Zhang YN, Wang TT, Zhang J, Sun L, Yang YQ, Huang CC, Jiang LY, Ding DG, 2016. Analysis of the antennal transcriptome and insights into olfactory genes in *Hyphantria cunea* (Drury). *PLoS ONE*, 11(10): e0164729.

Zhang QH, Wu ZN, Zhou JJ, Du YJ, 2017. Molecular and functional characterization of a candidate sex pheromone receptor OR1 in *Spodoptera litura*. *Insect Sci.*, 24(4): 543 – 558.

Zhang SF, Liu HH, Kong XB, Wang HB, Liu F, Zhang Z, 2017a. Identification and expression profiling of chemosensory genes in *Dendrolimus punctatus* Walker. *Front. Physiol.*, 8: 471.

Zhang SF, Zhang Z, Kong XB, Wang HB, Liu F, 2017b. Dynamic changes in chemosensory gene expression during the *Dendrolimus punctatus* mating process. *Front. Physiol.*, 8: 1127.

Zhang SF, Zhang Z, Wang HB, Kong XB, 2014. Antennal transcriptome analysis and comparison of olfactory genes in two sympatric defoliators, *Dendrolimus houi* and *Dendrolimus kikuchii* (Lepidoptera: Lasiocampidae). *Insect Biochem. Mol. Biol.*, 52: 69 – 81.

Zhang TT, Coates BS, Ge X, Bai SX, He KL, Wang ZY, 2015. Male- and female-biased gene expression of olfactory-related genes in the antennae of Asian corn borer, *Ostrinia furnacalis* (Guenée) (Lepidoptera: Crambidae). *PLoS ONE*, 10(6): e0128550.

Zhang Y, Tsang TK, Bushong EA, Chu L, Chiang A, Ellisman MH, Reingruber J, Su C, 2019. Asymmetric ephaptic inhibition between compartmentalized olfactory receptor neurons. *Nat. Commun.*, 10(1): 1560.

Zhang YN, Du LX, Xu JW, Wang B, Zhang XQ, Yan Q, Wang GR, 2019. Functional characterization of four sex pheromone receptors in the newly discovered maize pest *Athetis lepigone*. *J. Insect Physiol.*, 113: 59 – 66.

Zhang YN, Jin JY, Jin R, Xia YH, Zhou JJ, Deng JY, Dong SL, 2013. Differential expression patterns in chemosensory and non-chemosensory tissues of putative chemosensory genes identified by transcriptome analysis of insect pest the purple stem borer *Sesamia inferens* (Walker). *PLoS ONE*, 8(7): e69715.

Zhang YN, Ma JF, Sun L, Dong ZP, Li ZQ, Zhu XY, Wang Y, Wang L, Deng DG, Li JB, 2016. Molecular identification and sex distribution of two chemosensory receptor families in *Athetis lepigone* by antennal transcriptome analysis. *J. Asia-Pac. Entomol.*, 19(3): 571 – 580.

Zhang YN, Qian JL, Xu JW, Zhu XY, Li MY, Xu XX, Liu CX, Xue T, Sun L, 2018. Identification of chemosensory genes based on the transcriptomic analysis of six different chemosensory organs in *Spodoptera exigua*. *Front. Physiol.*, 9: 432.

Zhang YN, Zhang J, Yan S, Chang H, Liu Y, Wang G, Dong S, 2014. Functional characterization of sex pheromone receptors in the purple stem borer, *Sesamia inferens* (Walker). *Insect Mol. Biol.*, 23(5): 611 – 620.

Zhao HX, Xiao WY, Ji CH, Ren Q, Xia XS, Zhang XF, Huang WZ, 2019. Candidate chemosensory genes identified from the greater wax moth, *Galleria mellonella*, through a transcriptomic analysis. *Sci. Rep.*, 9(1): 10032.

Zhu GH, Xu J, Cui Z, Dong XT, Ye ZF, Niu DJ, Huang YP, Dong SL, 2016. Functional characterization of SlitPBP3 in *Spodoptera litura* by CRISPR/Cas9 mediated genome editing. *Insect Biochem. Mol. Biol.*, 75: 1 – 9.

Zhu J, Ban LP, Song LM, Liu Y, Pelosi P, Wang GR, 2016. General odorant-binding proteins and sex pheromone guide larvae of *Plutella xylostella* to better food. *Insect Biochem. Mol. Biol.*, 72: 10 – 19.

Zielonka M, Breer H, Krieger J, 2018. Molecular elements of pheromone detection in the female moth, *Heliothis virescens*. *Insect Sci.*, 25(3): 389 – 400.

Zielonka M, Gehrke P, Schuh E, Sachse S, Breer H, Krieger J, 2016. Larval sensilla of the moth *Heliothis virescens* respond to sex pheromone components. *Insect Mol. Biol.*, 25(5): 666 – 678.

（责任编辑：马丽萍）